АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 63

4

АПРЕЛЬ



ЛЕНИНГРАД
«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1978

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А Смирнова*
Корректоры *Н. П. Кизим* и *Г. А. Мошкина*

Сдано в набор 04.01.78. Подписано к печати 17.03.78. М-20196. Формат $70 \times 108^1/_{16}$. Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Печ. л. $9^1/_2 + 3$ вкл. ($^1/_2$ печ. л.) = 14 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 14.85. Тираж 2792. Тип. зак. № 11.

Издательство «Наука», Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская лин., 1 «Ботанический журнал», тел. 218-36-12

1-я типография издательства «Наука», 199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 581.134.4 : 581.48 : 582.57

Памяти И. Клоза

В. С. Чупов, Н. Г. Кутявина

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИММУНОЭЛЕКТРОФОРЕТИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ БЕЛКОВ СЕМЯН ЛИЛЕЙНЫХ

In memoriam I. Kloz

V. S. CHUPOV, N. G. CUTJAVINA. THE COMPARATIVE IMMUNO-ELECTROPHORETIC INVESTIGATION OF SEED PROTEINS OF *LILIACEAE*

В данном исследовании применен метод иммуноэлектрофореза запасных белков семян. Интенсивность реакций оценивалась визуально по числу и интенсивности полос иммуноэлектрофоретического спектра. Показано, что сходство в строении запасных белков семян, обнаруживаемое серологическим методом между родами более примитивных подсемейств *Melanthioideae* и *Asphodeloideae*, значительно меньше, чем между членами более продвинутых подсемейств. Подсем. *Allioideae* в рассматриваемом объеме представляет собой компактную группу, достаточно тесно связанную с другими лилейными и лишь в незначительной степени — с представителями сем. *Amaryllidaceae*, с которыми ее иногда сближают. Подсем. *Lilioideae* при значительном сходстве в строении белков семян у составляющих его родов резко выделяется полным отсутствием связей с какими-либо другими членами рассматриваемых групп. Группа *Agave—Yucca* серологически значительно отличается от драценовых. Родство рода *Agave* с *Amaryllidaceae* и *Hosta* с *Hemerocalleae* нашими данными не подтверждается. Ближайшими родственниками драценовых, видимо, являются представители трибы *Polygonateae*. Группа амариллисовых в изученном объеме серологически достаточно изолирована от лилейных и, вероятно, заслуживает сохранения в ранге отдельного семейства.

Многими авторами была показана возможность и перспективность использования методов серологического анализа запасных белков семян для целей систематики и филогении высших растений на уровне семейства (Jensen, 1968, 1974; Simon, 1969; Hillebrand, Fairbrothers, 1970; Гаврилюк, Сатбалдина, 1973; Чупов, 1973).

В настоящей работе мы применили методику иммуноэлектрофореза запасных белков семян к группе родов, обычно относимых к сем. *Liliaceae*, понимаемому в широком смысле, с охватом и некоторых таксонов, примыкающих к этой группе.

Материал и методика

Материал (семена) был получен через семенные лаборатории различных ботанических учреждений. Семена одного вида, присланные из разных мест, сравнивались между собой и с коллекционными образцами карпологической коллекции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Благодаря этому мы могли быть уверены в правильности определения присланного материала до рода, а часто и до секции.[1]

Для проведения анализа семена очищались от семенной кожуры, часто с предварительным замачиванием в воде в течение 1—2 суток, и размалывались на шаровой мельнице. Особо твердые семена предварительно измельчались в ручной кофейной мельнице. Полученную муку

[1] Пользуясь случаем, выражаем признательность сотрудникам семенной лаборатории БИН АН СССР В. Н. Никифоровой и Л. Н. Гультяевой, благодаря любезному содействию которых мы смогли получить большую часть исследованного материала.

обрабатывали на охлаждаемой твердой углекислотой воронке охлажденным ацетоном в течение 2—3 мин для удаления липидов и высушивали током холодного воздуха (Клоз, 1960). Ацетоновые порошки хранили в вакуум-эксикаторе над силикагелем при температуре $+5 \div 7°$ С. Для иммунизации животных в качестве антигена применялся неделипофицированный материал. Все антисыворотки были получены по схеме, описанной нами ранее (Чупов, 1973) и включавшей одну внутримышечную инъекцию с полным адъювантом Фрейнда и 3 внутривенные инъекции без адъюванта. Полученные антисыворотки лиофильно высушивались и хранились так же, как ацетоновые порошки семян. Для иммунологической реакции использовался 7% раствор сухой антисыворотки в дистиллированной воде. Экстракция белков из ацетоновых порошков семян производилась забуференным до pH=7.0 физиологическим раствором при температуре $5 \div 7°$ в течение 17—18 час. Полученный экстракт очищался центрифугированием при 20 000 q в течение 30 мин. Концентрация белка определялась микробиуретовым методом по Итазаки и при соотношении экстрагируемого порошка к экстрагирующему раствору 1 : 10 (по весу) составляла 7—25 мг/мл.

Для иммуноэлектрофореза в большинстве случаев использовалась стандартная концентрация белка — 50 мг/мл. Для этого производилось концентрирование полученного экстракта с помощью добавления к нему сухого порошка биогеля Р-10 в количестве, рассчитанном исходя из его водопоглощающей способности, равной 14 мг/мл. В некоторых случаях, помеченных в табл. 1 звездочкой (см. ниже), из-за отсутствия необходимого количества материала реакция проводилась с экстрактом неизвестной, но не слишком малой концентрации. Благодаря особенности реакции преципитации в геле это не должно было привести к значительным ошибкам. Однако данное обстоятельство необходимо учитывать при оценке достоверности данных, полученных этим способом.

В работе сохранены те названия исследованных видов, под которыми их семена были получены.

Результаты и обсуждение

Были приготовлены 8 антисывороток к белкам видов *Asparagus schoberioides* Kunth, *Veratrum californicum* Durand, *Bulbine annua* (L.) Willd., *Nothoscordum fragrans* Kunth, *Dracaena draco* L., *Lilium monadelphum* Bieb., *Hemerocallis middendorfii* Trautv. et Mey., *Galanthus nivalis* L., что позволило широко охватить рассматриваемую группу и установить основные серологические отношения между ее членами.

Первичные данные исследования представлены в табл. 1. В первом столбце каждой колонки (1), относящейся к отдельной антисыворотке, указаны число полос (на первом месте каждого произведения) и оценка интенсивности этих полос в баллах (на втором месте) по следующей шкале. Интенсивность сильных полос в гомологических реакциях оценивалась в 50 баллов, в гетерологических реакциях — в 40 баллов. Более слабые полосы в гетерологических реакциях оценивались в 20, 15, 10 и 5 баллов. Буква С (следы) указывает на наличие очень слабой реакции, результаты которой можно обнаружить даже не в каждой повторности опыта, 0 — отсутствие реакции, тире — данный вариант реакции не проводился. Во втором столбце (2) дана оценка общей интенсивности реакции, выраженная как сумма баллов оценки интенсивности полос в каждой реакции. Для гомологических реакций указано только число полос в последовательности, соответствующей убыванию их интенсивности.

Как видно из данных табл. 1 и рис. 1, *1—8* (вклейка в конце номера), в каждой из гомологических реакций обнаруживается разное число полос. Чтобы сравнить между собой данные, полученные с помощью разных антисывороток, необходимо было выразить интенсивность гетерологических реакций каждой антисыворотки в процентном отношении к интенсивности ее реакции с гомологичным антигеном. Поскольку слабые полосы гомологиче-

ских реакций в гетерологических реакциях не проявляются, при оценке суммы баллов последних они не принимались во внимание. Учитываемое число полос и сумма баллов гомологических реакций приведены в табл. 2.

По отношению к указанной в этой таблице сумме баллов, которая принималась за 100%, рассчитано относительное серологическое сходство *I* по каждой реакции. Эти данные приведены в табл. 3. На их основании составлены диаграммы родства таксонов между собой (рис. 2, 3); соответствующими линиями на них показаны интенсивности серологических реакций от 5% и выше в диапазонах 5—9.9, 10—19.9, 20—29.9, 30% и выше. Реакции с интенсивностью менее 5% на диаграммах не отражены.

При оценке серологических данных необходимо отдавать себе отчет в характере получаемой информации. В данных иммуноэлектрофореза мы учитываем число полос, соответствующее числу выявляемых белков (или белковых фракций), и интенсивность реакции для каждой полосы. Предполагается, что эта интенсивность соответствует степени измененности молекул данного белка по отношению к молекулам гомологичного белка вида, к которому получена данная антисыворотка, — реперного вида.

Однако число полос, выявляемых в гетерологических реакциях (т. е. в реакциях, в которых антисыворотка реагирует с белками таксонов, сравниваемых с реперным), может изменяться по сравнению с числом полос в гомологической реакции. Это результат изменения или молекул соответствующего белка до такой степени, что реакция антитела с ним становится невозможной, или белкового спектра семян, при котором определенный белок перестает синтезироваться.

В настоящее время известно, что способность запасных белков семян вступать в иммунологическую реакцию с антисывороткой, выработанной к белкам одного из видов, сохраняется в определенной степени в пределах семейства или группы близких семейств, поэтому отсутствие реакции антисыворотки с белками определенного таксона можно рассматривать как указание на значительную удаленность этого таксона от реперного.

Однако такое же отсутствие реакции — исчезновение одной или нескольких полос — наблюдается и при изменении белкового спектра семян, а оно может возникнуть на любом уровне — от популяционного до родового и выше (Cristofollini, 1971; Чупов, 1973; Klozova et al., 1976). Поэтому при отсутствии реакции необходимо дифференцировать причину этого явления. При отсутствии иммунных сывороток ко всем исследуемым таксонам это иногда можно сделать с помощью некоторых методик электрофореза. Если же результаты электрофореза не дают ясного ответа, иммуноэлектрофоретические данные приходится интерпретировать в соответствии с результатами других методов исследования.

Определенные трудности возникают и при попытках использовать данные относительной интенсивности реакций антисывороток с белками сравниваемых таксонов. В большинстве случаев их можно согласовать с другими данными для построения непротиворечивой схемы родства таксонов, но иногда это сделать трудно.

Таковы, например, результаты некоторых прямых и обратных реакций. В большинстве случаев они незначительно отличаются друг от друга (см. табл. 1, №№ 3, 11, 16, 22, 25, 35, 37, 54; рис. 2, 3), но в реакциях *Asparagus*—*Nothoscordum* эти различия очень велики. При реакции между белками семян *Nothoscordum* с антисывороткой к белкам рода *Asparagus* интенсивность полос оценивается нами в 5% от гомологической, а в противоположном варианте — в 30%.

Другое малопонятное явление, затрудняющее интерпретацию иммунологических данных, — это наличие таксонов, имеющих как бы промежуточный характер иммунологической характеристики. В результате этого они интенсивно реагируют с антисыворотками, полученными к разным таксонам, которые между собой не реагируют или дают слабую реакцию.

Так, например, *Eremurus* хорошо реагирует с антисыворотками к *Veratrum* и *Bulbine*, хотя реакция этих двух таксонов между собой очень

Оценка интенсивности

№ п.п.	Исследованные таксоны	Антисыворотки					
		Asparagus schoberioides (I)		*Veratrum californicum* (II)		*Bulbine annua* (III)	
		1	2	1	2	1	2
	LILIACEAE						
	Melanthioideae						
	Tofieldieae						
1	*Tofieldia calyculata* (L.) Wahlenb.*	0	0	1×10	10	1×10	10
	Veratreae						
2	*Zigadenus elegans* (Pursh) Rydb.	0	0	2×40+1×10	90	2×5	10
3	*Veratrum californicum* Durand	C	C	2; 1; 2		0	0
	Uvularieae						
4	*Littonia modesta* Hook.	0	0	1×5	5	1×5	5
5	*Tricyrtis hirta* Hook.*	0	0	1×20	20	1×5	5
	Colchiceae						
6	*Colchicum autumnale* L.	C	C	0	0	0	0
7	*Merendera montana* Lange	0	0	0	0	0	0
	Asphodeloideae						
	Asphodeleae						
	Asphodelinae						
8	*Asphodelus albus* Willd.	3×5	15	2×10	20	2×20+1×5	45
9	*Asphodeline lutea* (L.) Reichenb.	2×5	10	2×10	20	3×20	60
10	*Eremurus fuscus* (O. Fedtsch.) Vved.	3×15	45	2×10+2×5	30	3×20+2×10	80
	Anthericinae						
11	*Bulbine annua* (L.) Willd.	C	C	C	C	3; 3	
12	*Anthericum ramosum* L.	C	C	1×20	20	1×20+2×10	40
13	*Chlorophytum elatum* R. Br*.	C	C	1×10	10	1×15+1×5	20
	Eriosperminae						
14	*Bowiea volubilis* Harw.	C	C	1×5	5	2×5	10
	Hemerocalleae						
15	*Hosta ventricosa* Stearn (=*H. caerulea* (Andr.) Tratt.	2×5	10	1×15	15	3×20	60
16	*Hemerocallis middendorfii* Trautv. et Mey.	C	C	C	C	1×15	15
17	*Phormium colensoi* Hook.	1×5	5	C	C	1×20+1×10	30
	Aloeae						
	Kniphofiinae						
18	*Kniphofia uvaria* (L.) Hook.	2×5	10	1×10+1×5	15	3×20	60

[1] Здесь и в табл. 3 римские цифры соответствуют названию видов, для которых полу

ЛИЦА 1

серологических реакций [1]

Антисыворотки									
Nothoscordum fragrans (IV)		*Dracaena draco* (V)		*Lilium monadelphum* (VI)		*Hemerocallis middendorfii* (VII)		*Galanthus nivalis* (VIII)	
1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
C	C	C	C	C	C	0	0	0	0
0	0	1×10	10	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1×5	5	1×10	10
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1×5	5	1×10	10	0	0	0	0	0	0
0	0	1×5	5	0	0	0	0	0	0
2×10	20	0	0	0	0	0	0	0	0
1×5	5	1×20+1×15	35	0	0	C	C	1×5	5
1×15	15	2×10	20	0	0	1×5	5	C	C
1×20+1×10	30	3×10	30	C	C	2×5	10	C	C
1×15	15	1×10	10	0	0	0	0	0	0
1×10	10	1×10+1×5	15	0	0	0	0	1×5	5
1×5	5	1×5	5	0	0	0	0	0	0
1×5	5	2×5	10	0	0	1×5	5	C	C
1×10+1×5	15	2×15	30	C	C	0	0	C	C
1×10	10	1×10	10	0	0	2; 2		C	C
1×10	10	0	0	0	0	1×10	10	0	0
1×10	10	1×10+1×5	15	0	0	0	0	0	0

чены антисыворотки.

№ п.п.	Исследованные таксоны	Антисыворотки					
		Asparagus schoberioides (I)		*Veratrum californicum* (II)		*Bulbine annua* (III)	
		1	2	1	2	1	2
	Aloinae						
19	*Aloe striata* Haw.	2×5	10	1×10	10	2×20	40
	Allioideae						
	Agapantheae						
20	*Agapanthus umbellatus* L'Her.	1×15	15	1×15	15	1×15+2×5	25
	Allieae						
21	*Allium altaicum* Pall.	C	C	1×15+1×5	20	2×10	20
22	*Nothoscordum fragrans* Kunth	2×5	10	1×5	5	2×5	10
23	*Brodiaea hyacinthina* (Lindl.) Baker	1×15+1×10	25	1×15+1×5	20	1×20+2×5	30
24	*Milla uniflora* R. Grah.	1×10	10	1×10	10	1×5	5
	Lilioideae						
25	*Lilium monadelphum* Bieb.	0	0	C	C	0	0
26	*Fritillaria meleagris* L.	0	0	1×20+1×5	25	0	0
27	*Tulipa turkestanica* Regel	0	0	1×10	10	0	0
28	*Cardiocrinum glehni* (Fr. Schmidt) Makino	0	0	1×10	10	C	C
	Scilloideae						
29	*Urginea maritima* Baker	0	0	1×5	5	2×5	10
30	*Scilla pratensis* Waldst. et Kit.	1×10	10	0	0	2×5	10
31	*Eucomis undulata* Ait.	C	C	0	0	1×5	5
	Dracaenoideae						
	Jucceae						
32	*Jucca aloifolia* L.	2×5	10	1×10	10	2×20	40
	Nolineae						
33	*Nolina longifolia* (Laiw.) Hemsl.	2×15	30	1×20	20	2×20	40
	Dracaeneae						
34	*Cordyline australis* Hook.	1×10	10	1×20+1×10	30	3×20	60
35	*Dracaena draco* L.	C	C	1×5	5	1×10	10
36	*Sansevieria grandis* Hook.	1×10	10	C	C	1×10	10
	Asparagoideae						
	Asparageae						
37	*Asparagus schoberioides* Kunth	3; 4		C	C	2×10	20
38	*Danaë laurus* Medik.	C	C	2×5	10	2×5	10
39	*Semele androgyna* Kunth*	1×5	5	C	C	C	C
40	*Ruscus ponticus* Woronow	1×5	5	0	0	1×10	10
	Polygonateae						
41	*Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt	1×15	15	1×20+1×10	30	1×20	20
42	*Smilacina racemosa* Desf.	—	—	—	—	—	—
43	*Streptopus amplexifolius* (L.) DC.	0	0	1×20	20	2×5	10

Антисыворотки									
Nothoscordum fragrans (IV)		*Dracaena draco* (V)		*Lilium monadelphum* (VI)		*Hemerocallis middendorfii* (VII)		*Galanthus nivalis* (VIII)	
1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
1×20	20	2×5	10	0	0	0	0	0	0
1×20+1×15	35	1×20+1×5	25	0	0	1×5	5	0	0
1×20+1×15	35	1×10+1×5	15	0	0	0	0	1×10	10
1; 2		1×10	10	0	0	0	0	2×5	10
1×10	10	2×5	10	0	0	1×5	5	C	C
1×40	40	2×5	10	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	2		0	0	0	0
0	0	0	0	1×40	40	0	0	0	0
0	0	0	0	1×20+1×10	30	0	0	0	0
0	0	0	0	2×40	80	0	0	0	0
1×5	5	C	C	0	0	0	0	0	0
C	C	1×10	10	0	0	C	C	1×10	10
0	0	1×20	20	0	0	0	0	0	0
1×20	20	1×15	15	0	0	C	C	1×10	10
1×20	20	4×20	80	0	0	C	C	C	C
1×20+1×5	25	2×20+1×10	50	0	0	0	0	C	C
C	C	3; 1		0	0	0	0	0	0
1×5	5	2×20	40	0	0	C	C	1×10	10
1×20+2×5	30	1×20	20	0	0	2×5	10	C	C
1×5	5	2×15	30	0	0	1×5	5	0	0
0	0	1×20	20	0	0	0	0	0	0
1×5	5	2×15+1×5	35	0	0	C	C	0	0
1×20	20	3×20	60	0	0	C	C	0	0
—	—	1×20	20	—	—	—	—	—	—
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

№ п.п.	Исследованные таксоны	Антисыворотки					
		Asparagus schoberioides (I)		*Veratrum californicum* (II)		*Bulbine annua* (III)	
		1	2	1	2	1	2
44	*Polygonatum verticillatum* (L.) All.	1×20+1×5	25	1×20	20	2×20	40
45	*P. multiflorum* (L.) All.	—	—	—	—	—	—
	Convallarieae						
46	*Convallaria majalis* L.	1×10	10	C	C	1×5	5
	Parideae						
47	*Scoliopus bigelovii* Torr.	0	0	1×10	10	2×5	10
48	*Paris quadrifolia* L.*	0	0	1×10	10	0	0
49	*Trillium camschatcense* Ker-Gawl.	0	0	1×20+1×5	25	0	0
	Ophiopogonoideae						
50	*Ophiopogon japonicus* Ker-Gawl.	1×10	10	C	C	1×10+1×5	15
	Smilacoideae						
51	*Smilax excelsa* L.	0	0	1×5	5	0	0
	AMARYLLIDACEAE						
	Amaryllidoideae						
	Amaryllideae						
	Haemantinae						
52	*Clivia miniata* Regel	0	0	0	0	0	0
53	*C. nobilis* Lindl.	0	0	0	0	0	0
	Galanthinae						
54	*Galanthus nivalis* L.	0	0	0	0	C	C
	Amaryllidinae						
55	*Vallota purpurea* Herb.*	1×5	5	C	C	2×5	10
	Zephyranthinae						
56	*Zephyranthes candida* Herb.*	1×5	5	1×10	10	1×5	5
	Eucharidinae						
57	*Pancratium maritimum* L.	2×5	10	1×10+1×5	15	1×10+1×5	15
	Agavoideae						
58	*Agave albicans* Jacobi	2×15	30	2×10	20	3×10	30
59	*Iris sibirica* L.	1×5	5	C	C	1×10	10
	DIOSCOREACEAE						
60	*Dioscorea caucasica* Lipsky	C	C	3×5	15	2×5	10

Антисыворотки									
Nothoscordum fragrans (IV)		*Dracaena draco* (V)		*Lilium monadelphum* (VI)		*Hemerocallis middendorfii* (VII)		*Galanthus nivalis* (VIII)	
1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
1×20	20	2×20+2×10	60	0	0	1×5	5	1×10	10
—	—	2×20+2×10	60	—	—	—	—	—	—
1×20	20	2×20	40	0	0	0	0	0	0
C	C	1×5	5	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1×10	10	2×10	20	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	3	
0	0	0	0	0	0	0	0	2×5	10
0	0	0	0	0	0	1×5	5	3×10	30
1×10	10	0	0	0	0	1×5	5	3×10	30
1×20	20	1×20+1×5	25	0	0	1×5	5	0	0
1×10	10	1×5	5	0	0	0	0	0	0
0	0	C	C		0	0	0	0	0

ТАБЛИЦА 2

Учитываемое число полос и сумма баллов в гомологических реакциях

Антисыворотки к белкам семян	Учитываемое число полос	Сумма баллов
Veratrum californicum	3	150
Bulbine annua	5	250
Hemerocallis middendorfii	2	100
Nothoscordum fragrans	2	100
Lilium monadelphum	2	100
Dracaena draco	4	200
Asparagus schoberioides	4	200
Galanthus nivalis	3	150

слабая. *Cordyline* дает хорошую реакцию с *Veratrum*, *Bulbine* и *Nothoscordum*, хотя последние между собой также реагируют слабо.

Учитывая характер получаемых данных и многие неясные моменты в теоретическом обосновании сравнительно-серологических реакций (и иммунологических реакций вообще), мы полагаем, что можно прийти ко многим ошибочным заключениям относительно родства изученных таксонов, если строго следовать полученным оценкам серологического соответствия.

Подобное ограничение существует для данных любого характера, и серологические не являются исключением. Что касается данных серологического анализа, то, не считая ограничений, обусловленных методом, достоверность их, по-видимому, будет повышаться при увеличении числа белков, обнаруженных антисыворотками, таксонов, участвующих в сравнении, и, наконец, участвующих в анализе антисывороток, полученных к разным таксонам.

Переходя к анализу наших данных, следует отметить, что мы предполагаем продолжить исследования этой группы. Поэтому охарактеризуем только некоторые моменты родственных отношений между ее членами. Более полный анализ мы надеемся провести в будущих работах.

В табл. 1 и 3 исследованные роды расположены по системе Краузе (Krause, 1930), в общем очень мало отличающейся от обработки Энглера (Engler, 1888). На диаграммах рис. 2 и 3 сделаны некоторые необходимые, на наш взгляд, перестановки.

Первое, на чем необходимо остановиться при анализе диаграмм рис. 2 и 3, — это различная степень иммунологического сходства в разных группах. Чтобы представить ее более конкретно, по данным табл. 3 были рассчитаны средние оценки иммунологического сходства по каждой группе (подсемейству в пределах сем. *Liliaceae* и сем. *Amaryllidaceae*). Для этого сумму баллов членов каждой группы при оценке реакций с каждой антисывороткой делили на число членов этой группы. При этом данные гомологической реакции не учитывались, а число членов группы в вариантах оценки реакции антисыворотки с группой, содержащей гомологичные реперные виды, бралось на единицу меньше. Не учитывались в этих расчетах также данные, полученные в реакциях с белками родов *Asparagus*, *Clivia* и *Streptopus*, так как они имеют особый характер, о чем будет сказано ниже. Усредненные данные $I_{\text{ср}}$ по группам представлены в табл. 4. В ней более наглядно, чем на диаграммах, видна разница в иммунологическом сходстве внутри отдельных подсемейств и семейств.

В подсем. *Melanthioideae* сем. *Liliaceae* лишь один род *Zigadenus* из шести изученных имеет высокую степень иммунологического сходства с родом *Veratrum*, реперным для этого подсемейства (табл. 3, № 2—I=53%). Средняя же оценка для родов этого подсемейства $I_{\text{ср}}$=11% (табл. 4).

В подсем. *Asphodeloideae* лишь один род *Eremurus* имеет высокую степень сходства с реперным родом *Bulbine* — I=32% (табл. 3, № 10).

ТАБЛИЦА 3

Оценка интенсивности серологических реакций (в %) к интенсивности гомологических реакций *I*

№ п.п.	Исследованные таксоны	Антисыворотки							
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
	LILIACEAE								
	Melanthioideae								
	Tofieldieae								
1	*Tofieldia calyculata*	0	7	4	C	C	C	0	0
	Veratreae								
2	*Zigadenus elegans*	0	53	4	0	5	0	0	0
3	*Veratrum californicum*	C	100	0	0	0	0	5	7
	Uvularieae								
4	*Littonia modesta*	0	3	2	0	0	0	0	0
5	*Tricyrtis hirta*	0	13	2	5	5	0	0	0
	Colchiceae								
6	*Colchicum autumnale*	C	0	0	0	2.5	0	0	0
7	*Merendera montana*	0	0	0	20	0	0	0	0
	Asphodeloideae								
	Asphodeleae								
	Asphodelinae								
8	*Asphodelus albus*	7.5	13	18	5	17.5	C	10	3
9	*Asphodeline lutea*	5	13	24	15	10	0	5	C
10	*Eremurus fuscus*	7.5	20	32	25	15	C	20	C
	Anthericinae								
11	*Bulbine annua*	C	C	100	15	5	0	0	0
12	*Anthericum ramosum*	C	13	16	10	7.5	0	0	3
13	*Chlorophytum elatum*	C	7	8	5	2.5	0	0	0
	Eriosperminae								
14	*Bowiea volubilis*	C	3	4	5	5	0	0	C
	Hemerocalleae								
15	*Hosta ventricosa*	5	10	24	15	15	C	0	C
16	*Hemerocallis middendorfii*	C	C	6	10	5	0	100	C
17	*Phormium colensoi*	2.5	7	12	10	0	0	10	0
	Aloeae								
	Kniphofiinae								
18	*Kniphofia uvaria*	5	10	24	10	7.5	0	0	0
	Aloinae								
19	*Aloe striata*	5	7	16	20	5	0	0	0
	Allioideae								
	Agapantheae								
20	*Agapanthus umbellatus*	7.5	10	10	35	12.5	0	5	0

№ п.п.	Исследованные таксоны	Антисыворотки							
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
	Allieae								
21	*Allium altaicum*	C	13	8	35	7.5	0	0	7
22	*Nothoscordum fragrans*	5	3	4	100	5	0	0	7
23	*Brodiaea hyacinthina*	12.5	13	12	10	5	0	0	C
24	*Milla uniflora*	5	7	2	40	5	0	0	0
	Lilioideae								
25	*Lilium monadelphum*	0	C	0	0	0	100	0	0
26	*Fritillaria meleagris*	0	0	2	0	2.5	40	0	0
27	*Tulipa turkestanica*	0	7	0	0	0	30	0	0
28	*Cardiocrinum glehnii*	0	7	C	0	0	80	0	0
	Scilloideae								
29	*Urginea maritima*	0	3	4	5	C	0	0	0
30	*Scilla pratensis*	5	0	4	C	5	0	C	7
31	*Eucomis undulata*	C	0	2	0	10	0	0	0
	Dracaenoideae								
	Yucceae								
32	*Yucca aloifolia*	2.5	7	16	20	7.5	0	C	7
	Nolineae								
33	*Nolina longifolia*	15	13	16	20	40	0	C	C
	Dracaeneae								
34	*Cordyline australis*	5	20	24	25	25	0	0	0
35	*Dracaena draco*	C	3	4	C	100	0	0	C
36	*Sansevieria grandis*	5	C	4	5	20	0	C	7
	Asparagoideae								
	Asparageae								
37	*Asparagus schoberioides*	100	C	8	30	10	0	10	C
38	*Danaë laurus*	C	7	4	5	15	0	5	10
39	*Semele androgyna*	2.5	C	C	0	10	0	0	0
40	*Ruscus ponticus*	2.5	0	4	5	17.5	0	C	0
	Polygonateae								
41	*Maianthemum bifolium*	7.5	20	8	20	30	0	C	0
42	*Smilacina racemosa*	—	—	—	—	10	—	—	—
43	*Streptopus amplexifolius*	0	13	4	0	0	0	0	0
44	*Polygonatum verticillatum*	12.5	13	16	20	30	0	5	7
45	*P. multiflorum*	—	—	—	—	30	—	—	—
	Convallarieae								
46	*Convallaria majalis*	5	C	2	20	30	0	0	0
	Parideae								
47	*Scoliopus bigelovii*	0	7	4	C	2.5	0	0	0
48	*Paris quadrifolia*	0	7	0	0	0	0	0	0
49	*Trillium camschatcense*	0	17	0	0	0	0	0	0
	Ophiopogonoideae								
50	*Ophiopogon japonicus*	5	C	6	10	10	0	C	0

№ п.п.	Исследованные таксоны	Антисыворотки							
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
	Smilacoideae								
51	*Smilax excelsa*	0	3	0	0	0	0	0	0
	AMARYLLIDACEAE								
	Amaryllidoideae								
	Haemantinae								
52	*Clivia miniata*	0	0	0	0	0	0	0	0
53	*C. nobilis*	0	0	0	0	0	0	0	0
	Galanthinae								
54	*Galanthus nivalis*	0	0	C	0	0	0	0	100
	Amaryllideae								
	Amaryllidinae								
55	*Vallota purpurea*	2.5	C	4	0	0	0	0	7
	Zephyranthinae								
56	*Zephyranthes candida*	2.5	7	2	0	0	0	5	20
	Eucharidinae								
57	*Pancratium maritimum*	5	10	6	10	0	0	6	20
	Agavoideae								
58	*Agave albicans*	15	13	12	20	12.5	0	5	0
	IRIDACEAE								
59	*Iris sibirica*	2.5	C	4	10	2.5	0	0	0
	DIOSCOREACEAE								
60	*Dioscorea caucasica*	C	10	4	0	C	0	C	0

Средняя же величина сходства родов внутри этого подсемейства — 16% при тестировании антисывороткой рода *Bulbine* — и 5% при тестировании антисывороткой рода *Hemerocallis* (табл. 4).

Гораздо выше соответствующие оценки $I_{ср}$ для других подсемейств: для подсем. *Allioideae* — 30%, для *Lilioideae* — 50%, для *Dracaenoideae* — 29%. Даже для целого сем. *Amaryllidaceae*, принимаемого в узком смысле, $I_{ср}$=22%.

Подобный характер распределения оценок говорит о большей дивергенции родов в подсемействах *Melanthioideae* и *Asphodeloideae* и гораздо меньшей ее степени в других подсемействах. При определенном уровне морфологического сходства родов данных подсемейств между собой это указывает на большую древность первых двух подсемейств по сравнению с остальными. Такой вывод полностью совпадает со взглядами большинства систематиков на примитивность и первичность подсемейств *Melanthioideae* и *Asphodeloideae* в сем. *Liliaceae*. Обычно все построения системы семейства начинаются с этих групп. Подробное обоснование их примитивности дано Имсом (1964) и Тахтаджяном (1966). Результаты наших

ТАБЛИЦА 4

Усредненные данные $I_{\text{ср}}$ (в %) иммунологического сходства белков для групп родства

Семейства и подсемейства	Антисыворотки							
	Veratrum (А)*	*Bulbine* (Б)	*Hemerocallis* (Б)	*Nothoscordum* (В)	*Lilium* (Г)	*Dracaena* (Ж)	*Asparagus* (З)	*Galanthus* (И)
Melanthioideae (А)	11	2	1	4	0	2	0	1
Asphodeloideae (Б)	10	16	5	14	0	10	3	0.5
Allioideae (В)	9	7	1	30	0	7	6	3
Lilioideae (Г)	4	1	0	0	50	0.5	0	0
Scilloideae (Д)	1	3	0	2	0	5	2	2
Agavoideae (Е)	10	17	0	18	1	12	8	2
Dracaenoideae (Ж)	12	13	1	15	0	29	8	2
Asparagoideae (З)	2	5	1	3	0	14	2	3
Amaryllidaceae (И)	3	2	0	2	0	2	2	22

* Буквы в скобках, в графах и колонках таблицы обозначают принадлежность родов к определенному подсемейству и семейству.

исследований дают дополнительные основания для более дробного понимания этих групп.

Подсемейство *Allioideae*

Исследовано 5 родов, относящихся к двум из трех (Тахтаджян, 1966) или трем из четырех (Traub, 1962) триб подсемейства. Все роды проявляют сравнительно высокую степень иммунологического сходства между собой и составляют единую группу. Несколько в стороне стоит только род *Brodiaea*.

Положение группы *Allioideae* в разных системах различно. Энглер (Engler, 1888), Краузе (Krause, 1930), Мельхиор (Melchior, 1964) рассматривают ее как подсемейство сем. *Liliaceae*. Основываясь на том, что луковые, как и амариллисовые, имеют соцветие зонтик, окруженный листьями обертки, Хатчинсон (Hutchinson, 1934, 1959, 1973) перенес луковые в сем. *Amaryllidaceae*. Это мнение разделяет Трауб (Traub, 1938, 1957, 1962), который приводит в пользу такой перестановки данные по основным числам хромосом: у луковых x=5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 14, 15; у амариллисовых x=6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 14, 15, 23. К его точке зрения присоединяется и Сэн (Sen, 1975), посвятивший большую работу обзору кариологии лилейных. Однако простое совпадение основных чисел, очень разнообразных и к тому же встречающихся и в других группах (например, в некоторых родах *Lilioideae*: *Calochortus* x=7, 8, 9, 10, 14, 16, 18; *Ornithogalum* x=3, 5, 6, 8, 9, 10, и т. д.), — критерий не очень надежный. Специфические особенности кариотипов, которые позволили бы сближать луковые и амариллисовые, отсутствуют. Рейвен (Raven, 1975), основываясь на тех же данных, считает, что кариотипически *Allioideae* слегка выделяются на фоне остальных амариллисовых.

Тахтаджян (1954, 1966) находит, что группа луковых отличается от представителей сем. *Amaryllidaceae* целым рядом признаков — положением завязи, кариологией, комплексом паразитирующих на луках ржавчинновых грибов (которые встречаются и на некоторых других лилейных, но неизвестны на амариллисовых), и поэтому считает, что лучшим решением вопроса о положении *Allioideae* является выделение этой группы в отдельное семейство.

Позднее Тахтаджян (1974), так же как Кронквист (Cronquist, 1968) и Торн (Thorn, 1968), отказывается от многих мелких семейств, в том числе от *Alliaceae* и *Amaryllidaceae*, включая их в состав сем. *Liliaceae*.

Наши данные показывают, что *Allioideae* в изученном нами объеме представляет собой хорошо очерченную группу, имеющую довольно

тесные связи с некоторыми подсемействами лилейных ($I_{ср}$ внутри группы равно 30%, с представителями других подсемейств до 9%) и весьма мало связанную с сем. *Amaryllidaceae* ($I_{ср}$=3%, табл. 4, рис. 2, 3). Эти данные поддерживают точки зрения тех систематиков, которые отделяют луковые от амариллисовых и сближают их с основной группой лилейных.

Подсемейство *Lilioideae*

Роды *Lilium*, *Cardiocrinum*, *Fritillaria* и *Tulipa*, как и следовало ожидать, представляют собой тесно связанную группу, в которой *Tulipa* занимает несколько обособленное положение. При этом, как видно из табл. 1, ослабление связи идет не за счет изменения числа полос, а за счет уменьшения интенсивности реакции с белками данного рода. Это является более серьезным доводом в пользу некоторой отдаленности рода *Tulipa*, чем отсутствие полос. Все же для более обоснованного вывода о такой обособленности рода *Tulipa* (и, возможно, сближаемого с ним рода *Erythronium*) в подсем. *Lilioideae* требуются дальнейшие исследования.

В системе Энглера (Engler, 1888) триба *Scilleae* входит в состав подсем. *Lilioideae*. Бентам и Гукер (Bentham, Hooker, 1886) и большинство современных авторов (Krause, 1930; Melchior, 1964; Hutchinson, 1973) рассматривают их как самостоятельные таксоны одинакового ранга — подсемейства или трибы, правда, расположенные близко друг от друга.

Наши данные (рис. 2, 3) свидетельствуют в пользу самостоятельного положения этих таксонов. Обращает на себя внимание также изолированность подсем. *Lilioideae* по иммунологическим свойствам белков семян от других представителей семейства. Это может свидетельствовать либо о большой древности группы, в которой, однако, родовая филиация началась сравнительно недавно, либо о большой скорости эволюции макромолекулярных признаков на ранней стадии развития этой группы. Нельзя впрочем исключить и влияния каких-либо неизвестных причин, связанных с особенностями метода.

В недавно опубликованных системах Губера (Huber, 1969) и Далгрина (Dahlgren, 1975) группа *Lilioideae* и некоторые представители подсем. *Melanthioideae*, в смысле Краузе, вместе с *Iridaceae* составляют порядок *Liliales* в узком смысле, в то время как бо́льшая часть остальных лилейных попадает в порядок *Asparagales*. Наши данные также говорят в пользу изолированного положения *Lilioideae* в системе семейства.

Проблема семейства *Agavaceae*

Долгое время вся совокупность родов, рассматриваемых в нашей работе (за исключением рода *Iris*), делилась между двумя семействами: *Liliaceae*, куда относились роды с верхней завязью, и *Amaryllidaceae*, включавшее роды с нижней завязью. Такое деление принимается некоторыми ботаниками, особенно в книгах учебного характера (Комарницкий, 1962; Porter, 1967), до сих пор. Хатчинсон (Hutchinson, 1934, 1959, 1973) выделил большинство деревянистых представителей этих двух семейств в отдельное сем. *Agavaceae*, которое, по его мнению, является промежуточным звеном между *Liliales* и *Palmae*. Из изученных нами родов к этому семейству относятся *Yucca*, *Cordyline*, *Dracaena*, *Sansevieria*, *Phormium*, *Nolina* — все с верхней завязью, а также перенесенный из сем. *Amaryllidaceae* род *Agave*, обладающий нижней завязью. В это же время было обнаружено сходство очень специфического хромосомного набора так называемого бимодального типа у родов *Agave* и *Yucca* (McKelvey, Sax, 1933; Satô, 1938, 1942; Sharma, 1969). Гаплоидный набор этих родов состоит из 5 очень крупных и 25 очень мелких хромосом. Это открытие оказалось серьезным доказательством близкого родства родов *Agave* и *Yucca*, ранее относимых к разным семействам, и способствовало признанию сем. *Agavaceae* в объеме, предложенном Хатчинсоном (Тахтаджян, 1954, 1966; Melchior, 1964; Cronquist, 1968, Traub, 1975).

В 1950 г. вышла работа Р. Вундерлих (Wunderlich, 1950), исследовавшей анатомические, эмбриологические и морфологические признаки представителей сем. *Agavaceae* в смысле Хатчинсона. Она нашла резкие различия по большинству признаков между трибами *Yucceae*, *Agaveae* и *Polyantheae*, с одной стороны, и *Dracaeneae* и *Nolineae* — с другой. Эта работа посеяла обоснованные сомнения в единстве рассматриваемой группы. Поэтому и Мельхиор и Тахтаджян делают оговорку о некоторой обособленности (Тахтаджян) или даже сомнительности помещения триб *Dracaeneae* и *Nolineae* в *Agavaceae*. Основываясь на кариологических признаках, Шарма (Sharma, 1969) резко выступает против включения драценовых в сем. *Agavaceae*.

Группа драценовых сем. *Agavaceae* объединяет тоже не бесспорно близкие роды. Род *Sansevieria* был помещен в *Ophiopogonoideae* (Bentham, Hooker, 1886; Engler, 1888) и только после работы Цвайгельта (Zweigelt, 1912), обнаружившего чрезвычайно специфическую ориентацию проводящих пучков в листьях драцен и сансевиер, занял свое современное положение в трибе *Dracaeneae*. Вундерлих (Wunderlich, 1950) отмечает также наличие у обоих родов в эпидерме листьев кристаллов оксалата кальция, а также множество других признаков, сближающих эти роды.

Кордилины, по ее данным, отличаются от драцен и сансевиер наличием множественных семяпочек в гнездах завязи, крупными антиподами, нераздвоенным проводящим пучком в халазе, многими элементами анатомии листа, строением гинецея и пыльцы.

Губер (Huber, 1969), основывающий свою систему в значительной степени на признаках семян, исключает «Cordylineen» из драценовых, помещая их в группу семейств астелиевых, в то время как драценовые помещены в группу семейства спаржевых.

Роды трибы *Nolineae* сильно отличаются от обеих групп мелкими, часто раздельнополыми цветками, особенностями анатомии листа, очень крупными хромосомами, а также ареалом: они распространены в Северной Америке, в то время как остальные группы — в основном представители Старого Света. Только некоторые кордилины (видимо, по островам Тихого океана) достигли Южной Америки.

Наши данные помогают принять новую трактовку этой группы, к пониманию которой нас подготовили предыдущие исследования.

Антисыворотка, полученная к белкам *Dracaena draco*, лучше всего реагирует с *Nolina*, несколько слабее — с кордилиной и сансевиерой. Как видно из табл. 1 (№№ 33—35), уменьшение оценочного балла реакции происходит за счет уменьшения числа полос при высокой интенсивности реакции с оставшимися белками. Но даже и при этом можно считать, что *Sansevieria* и *Cordyline* сохраняют близкое родство с родом *Dracaena*. Во всяком случае ни с какими другими родами, за исключением представителей трибы *Polygonateae*, антисыворотка к белкам драцены не реагирует с такой же интенсивностью.

Основываясь на упомянутых данных Цвайгельта и Вундерлих, можно считать, что, несмотря на некоторые различия в характере белкового спектра семян, *Sansevieria* филогенетически ближе к драценам, чем *Nolina* и *Cordyline*.

С представителями группы *Agave—Yucca* антисыворотка рода *Dracaena* реагирует значительно слабее (табл. 3, №№ 58, 32), причем уменьшение оценки обусловлено не только уменьшением числа полос, но и ослаблением интенсивности реакций, выявляемых антисывороткой белков (табл. 1). Серологические связи *Dracaeneae* с этой группой не выше, чем со многими другими представителями сем. *Liliaceae*.

В пользу отделения группы *Agave—Yucca* от драценовых свидетельствуют и данные кариологии. Специфический кариотип этой группы достаточно хорошо отличается как по числу, так и по морфологии хромосом от кариотипа драценовых.

Исходным для агавовых был, видимо, довольно крупнохромосомный асимметричный кариотип, сходный с кариотипом некоторых хост (см.

ниже). Вряд ли из него или из типичного кариотипа агавовых мог произойти не бимодальный, очень мелкохромосомный, довольно симметричный кариотип драценовых с 2n=16, 28, 30, 32, 36, 38, 40 (основной класс 2n=38).

В связи с тем что кариотип типа *Agave—Yucca* был обнаружен у травянистого рода *Hosta*, в литературе обсуждается вопрос о возможности включения и его в семейство агавовых (Whitaker, 1934; Cave, 1948; Moran, 1949; Тахтаджян, 1966; Sen, 1975).

Для всей группы агавовых характерен бимодальный кариотип с 2n=60 и кратный этому числу (очень редко 2n=46, 48, 50). Такой же кариотип характерен и для большинства видов рода хоста. Однако недавно у *Hosta aromatica* был обнаружен кариотип не бимодального типа с x=10 (Sen, 1975).

Не резко выражена бимодальность кариотипа также у *H. capitata* (Maekawa, 1968) и *H. ovata* (Mookerijea, 1956). Эти данные позволяют предположить, что род *Hosta* является предковым по отношению к более продвинутым родам *Agave* и *Yucca*, а преобразование кариотипа из обычного в бимодальный произошло где-то вблизи точки отделения филы *Hosta—Agave—Yucca* от их предковой группы.

Обычно род *Hosta* сближается с родом *Hemerocallis* и переносится иногда вместе с ним в сем. *Amaryllidaceae*, куда традиционно помещались и агавы. Наши данные не дают никаких оснований ни для сближения этих родов с амариллисовыми, ни для сближения рода *Hosta* с *Hemerocalleae*.

У нас не было антисыворотки, приготовленной к белкам какого-либо из представителей группы *Hosta—Agave—Yucca*. Однако характер взаимодействия белков семян этих родов с имеющимися антисыворотками не противоречит представлениям о единстве этой группы, основанным на кариологических данных.

Подводя итоги, можно сказать, что сем. *Agavaceae* в традиционном смысле не может рассматриваться как естественная группа. Оказалось, что в него включены группы родов, мало родственных друг другу. Одну группу составляют *Dracaena*, *Sansevieria*, *Cordyline*, *Nolina* и некоторые другие роды, тяготеющие к ним. Другую, единство которой требует дальнейших подтверждений, составляет фила *Hosta—Agave—Yucca* с тяготеющими к ним родами.

Триба *Polygonateae*

Как видно из приведенных данных, ближайшими родственниками драценовых являются представители трибы *Polygonateae*.

В большинстве систем они расположены в разных подсемействах (Engler, 1888; Krause, 1930) или трибах (Bentham, Hooker, 1886), т. е. достаточно далеко друг от друга. У авторов, признающих семейство *Agavaceae* в смысле Хатчинсона (Hutchinson, 1934, 1959, 1973; Melchior, 1964), они находятся в разных семействах.

Однако из данных табл. 1 и рис. 1, *9—12* видно, что в реакции между антисывороткой против белков *Dracaena draco* и белками семян *Polygonatum* и *Maianthemum* сохраняется не только высокая интенсивность реакции преципитации, но и сходство белковых спектров, обнаруживаемых иммунологическим методом. В реакции с представителем рода *Smilacina* выявляется только одна полоса, но интенсивность реакции остается высокой. Достоверность вывода о близком родстве этих групп подтверждает и тот факт, что в реакциях с родами *Polygonatum* и *Maianthemum* обнаружено большее число белков (4) по сравнению с выявляемыми другими антисыворотками в гомо- и гетерологических реакциях.

Основной причиной разделения драценовых и купеновых являются значительные различия в формах роста. Видимо, эти различия не имеют принципиального значения и как травянистая *Hosta* является весьма вероятным родственником деревянистых юкк и агав, так и травянистые

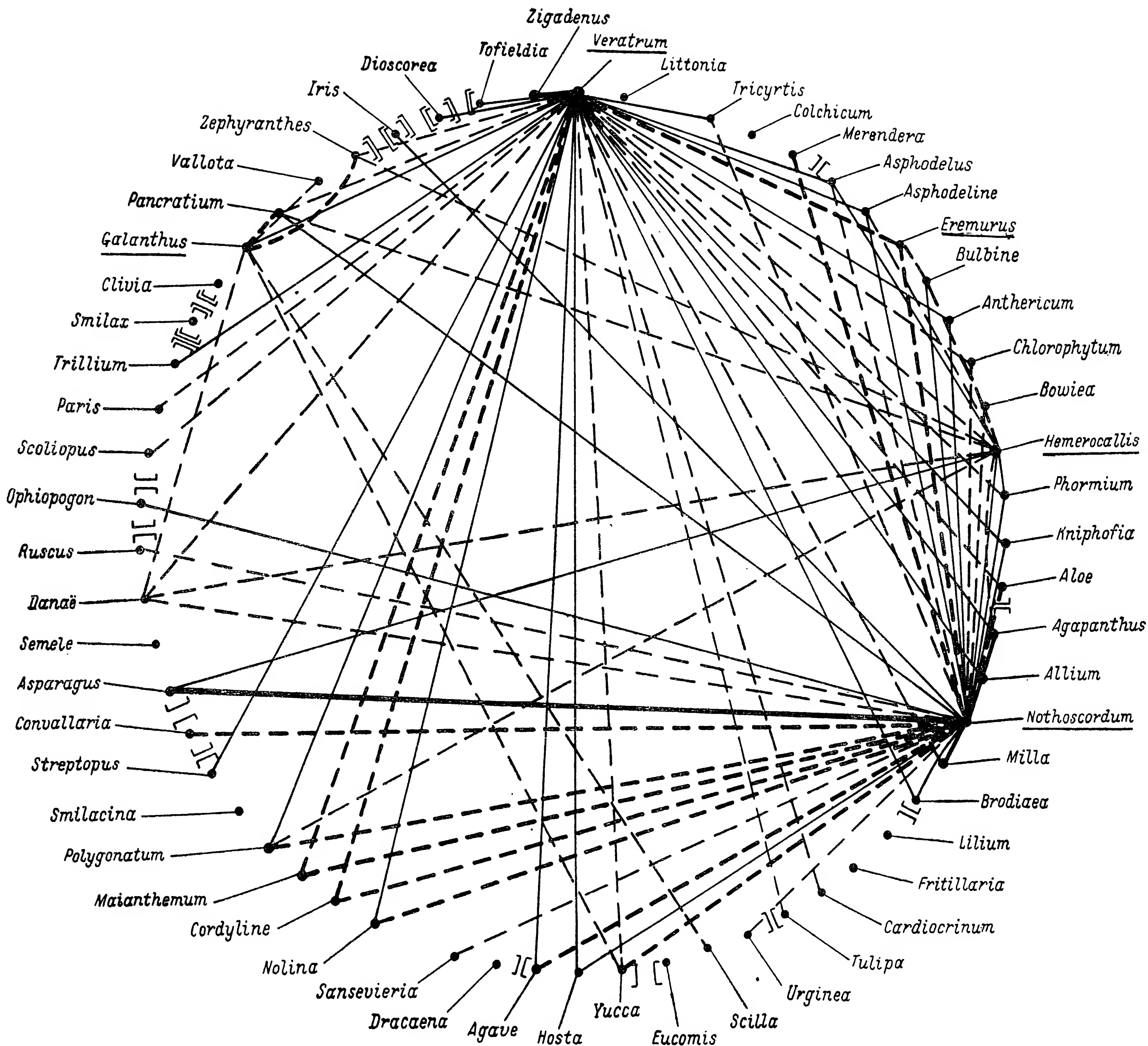


Рис. 2. Родственные отношения, выявляемые антисыворотками, полученными к белкам семян родов *Veratrum*, *Hemerocallis*, *Nothoscordum*, *Galanthus* (подчеркнуты жирной чертой).

Интенсивность серологических связей (в условных единицах): *штриховые* линии — 5—9.9%, *сплошные* — 10—19.9%, *жирные штриховые* — 20—29.9%, *жирные сплошные* — 30% и выше. По периметру окружности *квадратными скобками* выделены границы подсемейств сем. *Liliaceae*, *двойными скобками* — границы семейств.

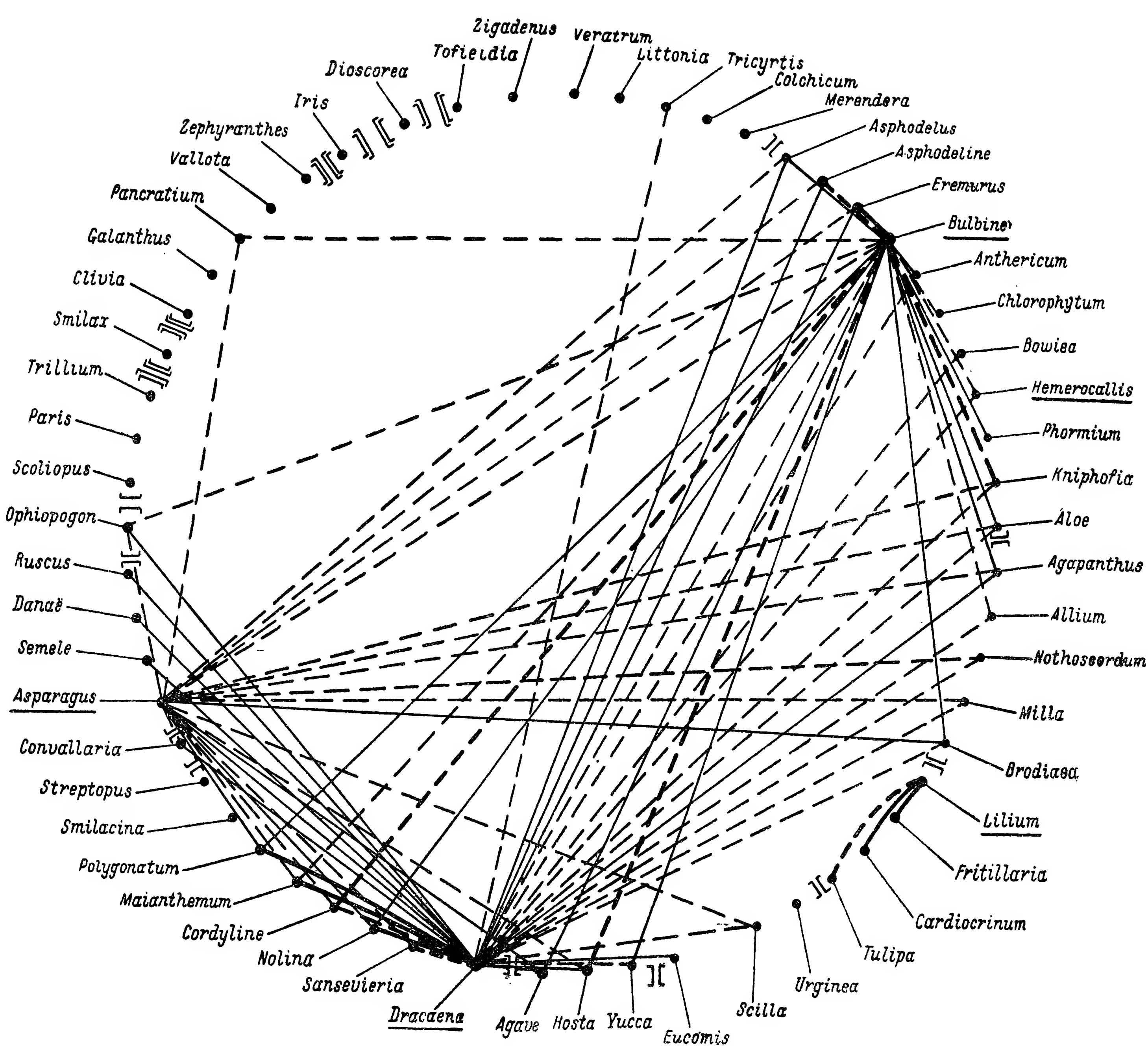


Рис. 3. Родственные отношения, выявляемые антисыворотками, полученными к белкам семян родов *Dracaena*, *Asparagus*, *Lilium*, *Bulbine*.

Обозначения, как на рис. 2.

представители трибы *Polygonateae* могут претендовать на родство с драценовыми, у которых большинство членов (но не все) имеют деревянистый стебель.

Трудно сказать, является ли малый размер хромосом драцен, сансевиер и кордилин — 6÷2 мкм (Satô, 1942; Sharma, Datta, 1960) — указанием на происхождение драценовых от подсем. *Melanthioideae*, многие представители которого имеют мелкие хромосомы. Нетрудно предположить, что мелкохромосомность — это вновь приобретенный признак, отличающий драценовые от представителей *Asphodeloideae* или *Allioideae*, связь с которыми по серологическим данным такого же порядка, как и с *Melanthioideae*, или даже несколько выше (табл. 4). Во всяком случае небольшие размеры хромосом некоторых купен и майников (5÷2 мкм у *Polygonatum sibirica*, по Mehra, Pathania, 1960; 9÷2 мкм у майников, по Kawano et al., 1967) могут также рассматриваться как довод в пользу сближения этих групп. Если же предполагать происхождение драценовых от одного из крупнохромосомных подсемейств, то тогда купеновые со своим рядом уменьшающихся хромосом могут явиться связующей группой между ними и драценовыми.

Группа *Semele—Danaë—Ruscus*

Эта группа, сближаемая обычно с родом *Asparagus*, показывает наибольшее, хотя и незначительное сходство с группой драценовых.

Семейство *Amaryllidaceae*

Данное семейство наряду с сем. *Liliaceae* является одним из наиболее рано установленных таксонов в рассматриваемой группе. Обычно в том или ином объеме оно признавалось всеми авторами, занимавшимися систематикой однодольных. Однако в связи с «падением престижа нижней завязи», связанным с идеями Хатчинсона, Торн (Thorne, 1968), Кронквист (Cronquist, 1968) и Тахтаджян (1970) решили отказаться от самостоятельности этого семейства, перенеся все относящиеся к нему роды в сем. *Liliaceae*.

Серологически роды *Galanthus*, *Pancratium*, *Zephyranthes* и в меньшей степени *Vallota*, относящиеся к четырем разным трибам подсем. *Amaryllioideae*, составляют единую группу, весьма слабо связанную с другими рассматриваемыми родами.

Нами не исследованы представители еще одного подсемейства амариллисовых — *Ixiolirioideae*, которое Буксбаум (Buxbaum, 1937) рассматривает в составе сем. *Liliaceae*. Однако по крайней мере в изученном объеме группа амариллисовых отличается морфологически и серологически и, по-видимому, заслуживает сохранения в ранге отдельного семейства.

Роды *Clivia*, *Asparagus*, *Streptopus*

Выявленные серологические отношения этих родов абсолютно не совпадают с известными представлениями о их систематическом положении.

В случае рода *Clivia* это несовпадение оказалось легко объяснимым. Как видно из представленных фотографий (рис. 1), в антисыворотке к роду *Galanthus* выработалось достаточное количество антител только к двум белкам, обладающим малой электрофоретической подвижностью. Именно эта фракция оказалась отсутствующей в белках семян изученных видов рода *Clivia* (рис. 1, *13*, *14*). Как мы уже указывали, такое отсутствие (встречающееся довольно редко) может быть характерно для таксона любого ранга. Таким образом, отсутствие реакции антисыворотки *Galanthus* с изученными видами *Clivia* не дает оснований для чрезмерного отдаления этого рода от остальных амариллисовых.

Род *Asparagus* главным образом на основании замены листьев филлодиями обычно сближается с трибой *Rusceae*, хотя уже давно показана

различная природа листовидных органов этих групп (Иванова, 1942; Schlittler, 1960). Отличаются они также строением андроцея, который у *Rusceae* сросся в трубку. На основании этих различий Хатчинсон поддерживает выделение сем. *Ruscaceae*, связывая его все-таки генетически с родом *Asparagus*, который он оставляет в сем. *Liliaceae*. В пользу близкого родства родов *Asparagus* и *Rusceae* свидетельствует довольно редко встречающееся у лилейных число хромосом 2n=10 и 20 у видов спаржи и 2n=20 у иглиц и данаи, а также более или менее одревесневающие стебли видов обеих групп. Однако хромосомы *Rusceae* более крупные по размерам, чем хромосомы видов рода *Asparagus*, на основании чего Сэн (Sen, 1975) также склоняется к самостоятельности сем. *Ruscaceae*. Таким образом, нет решительных доказательств ни в пользу близкого родства этих таксонов, ни в пользу их значительной удаленности. Поэтому трудно сказать, насколько правильно было бы на основании только серологических данных удалять род *Asparagus* от *Rusceae*.

На основании приведенных данных мы все же более склонны принять предположение о довольно близком родстве этих таксонов. При этом более низкое диплоидное число хромосом и свободные тычинки, видимо, говорят о большем сходстве рода *Asparagus* с предковым типом. Нам пока мало известно о соотношении процессов эволюции на морфологическом и макромолекулярном уровнях. Возможно, что в белках семян рода *Asparagus* сохранились структуры, связывающие его с предковыми группами (*Allioideae*?). Может быть, наоборот, дивергенция групп *Asparagus* и *Rusceae* шла необычно быстрыми темпами, а сильная реакция антисыворотки, полученной к белкам *Nothoscordum* и белкам семян рода *Asparagus*, обусловливается случайным характером мутационного процесса. Не исключена, конечно, возможность и конвергентного сходства родов *Asparagus* и трибы *Rusceae* по некоторым признакам.

Относительно рода *Streptopus*, близкого морфологически и кариологически (Sen, 1975) к роду *Polygonatum*, мы можем сказать только, что он, как и *Asparagus* в своей группе, несколько более примитивен по сравнению с купенами. Причины отличия его по серологическим признакам от исследованных родов трибы *Polygonateae* пока не известны.

Выводы

На основании данных серологического исследования можно сделать следующие выводы.

1. Сходство в строении запасных белков семян, обнаруживаемое серологическим методом, между родами внутри более примитивных подсемейств *Melanthioideae* и *Asphodeloideae* значительно меньше, чем между членами более продвинутых подсемейств. Это может рассматриваться как свидетельство большей древности подсемейств *Melanthioideae* и *Asphodeloideae*. В то же время наши данные дают дополнительные основания в пользу более дробного понимания этих групп.

2. Подсем. *Allioideae* в рассматриваемом объеме представляет собой компактную группу, достаточно тесно связанную с другими представителями лилейных и лишь в незначительной степени — с представителями сем. *Amaryllidaceae*, с которыми их иногда сближают.

3. Подсем. *Lilioideae* при значительном сходстве строения белков семян у составляющих его родов резко выделяется полным отсутствием связей с какими-либо другими членами рассматриваемых групп. Это может говорить либо о большой древности этого подсемейства при сравнительно недавно начавшейся родовой филиации, либо о большой скорости эволюции макромолекулярных признаков на ранних этапах эволюции этого подсемейства. Серологические данные могут служить также дополнительным доводом в пользу мнения тех систематиков, которые значительно удаляют группу родов, составляющую подсем. *Lilioideae*, от остальных лилейных, объединяемых обычно в порядок *Asparagales*.

4. Подтверждается необходимость отделения *Scilloideae* от *Lilioideae*.

5. Группа *Agave—Yucca* серологически значительно отличается от драценовых и, судя по общему характеру связей, возможно, представляет собой самостоятельную группу, которую вместе с тяготеющими к ней родами можно считать семейством или подсемейством агавовых в узком смысле.

6. Родство рода *Agave* с *Amaryllidaceae* и *Hosta* с *Hemerocalleae* нашими данными не подтверждается.

7. Группа *Semele—Danaë—Ruscus* обнаруживает наибольшее, хотя и незначительное сходство с группой драценовых.

8. Ближайшими родственниками драценовых, видимо, являются представители трибы *Polygonateae*.

9. Группа амариллисовых в изученном объеме серологически достаточно хорошо отграничена от лилейных и, вероятно, заслуживает сохранения в ранге отдельного семейства.

10. Отсутствие реакции между антисывороткой к роду *Galanthus* и белками рода *Clivia* объясняется перестройкой белкового спектра семян рода *Clivia* и не дает основания для отделения этого рода от остальных представителей *Amaryllidaceae*.

В заключение авторы выражают благодарность А. Л. Тахтаджяну, предложившему тему исследования.

ЛИТЕРАТУРА

Гаврилюк И. П., С. Т. Сатбалдина. (1973). Белки семян бобовых, их состав и специфичность. Тр. по прикл. бот. ген. и сел., 52, 1. — Иванова Н. А. (1942). Ассимилирующие органы триб *Asparageae* и *Rusceae*. Бот. ж., 27, 3—4. — Имс А. (1964). Морфология покрытосеменных. — Клоз И. (1960). Количественная оценка серологических реакций путем измерения помутнения в сравнительной серологии растений. Biologia plantarum, 2, 1. — Комарницкий Н. А. (1962). Однодольные. В кн.: Комарницкий Н. А., Л. В. Кудряшов, А. А. Уранов. Систематика растений. М. — Тахтаджян А. Л. (1954). Происхождение покрытосеменных растений. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. — Тахтаджян А. Л. (1970). Происхождение и расселение цветковых растений. — Чупов В. С. (1973). Иммуноэлектрофоретические исследования в родах *Anemone* L., *Pulsatilla* Mill., *Hepatica* Mill. Бот. ж., 58, 2. — Bentham G., J. D. Hooker. (1886). Genera plantarum, III.— Buxbaum F. (1937). Die Entwicklungslinien der *Lilioideae*. I. Bot. Archiv, 38. — Cave M. S. (1948). Sporogenesis and embryo sac development of *Hemerocallis* and *Leucocrinum* in relation to their systematic position. Amer. J. Bot., 35, 6. — Cristofollini G. (1971). Contributo sierodiagnostico alla sistematica di *Euphorbia triflora* (Schott) Nym. et K. Giorn. Bot. Ital., 105, 3. — Cronquist A. (1968). The evolution and classification of flowering plants. — Dahlgren R. (1975). A system of classification of the Angiosperms to be used to demonstrate the distribution of characters. Bot. Not., 128. — Engler A. (1888). *Liliaceae*. In: Engler A., K. Prantl. Die Natürlichen Pflanzenfamilien, 2, 5. — Hillebrand G. R., D. E. Fairbrothers. (1970). Serological investigation of the systematic position of the *Caprifoliaceae* I. Correspondence with selected *Rubiaceae* and *Cornaceae*. Amer. J. Bot., 57, 7. — Huber H. (1969). Die Samenmerkmale und Verwandtschaftsverhältnisse der Liliifloren. Mitt. Bot. Staatssammlungen. München, 8. — Hutchinson I. (1934). The families of flowering plants, 2, 1 ed. — Hutchinson I. (1959). The families of flowering plants, 1—2, 2 ed. — Hutchinson I. (1973). The Families of Flowering Plants. 3 ed. — Jensen U. (1968). Serologische Beiträge zur Systematik der *Ranunculaceae*. Bot. Jahrb., 88, 2. — Jensen U. (1974). The interpretation of comparative serological results. In Nobel symposia (25) 1973. Med. a. Nat. Sci. Chem. in Bot. Class. — Kawano S., M. Ihara, M. Suzuki, H. H. Iltis. (1967). Biosystematic studies on *Majanthemum* (*Liliaceae—Polygonatae*). I. Somatic chromosome number and morphology. Bot. Mag. Tokyo, 80, 951. — Klozova E., J. Kloz, P. J. Winfield. (1976). Atypical composition of seed proteins in cultivars of *Phaseolus vulgaris* L. Biol. Pl. (Praha), 18, 3. — Krause K. (1930). *Liliaceae*. In: Engler A., K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 15a, 2. — Maekawa F. (1968). Evolution of karyotype in *Hosta*. J. Jap. Bot., 43, 5. — Mehra P. N., R.S. Pathania. (1960). A cytotaxonomic study of the West Himalayan *Polygonateae*. Cytologia, 25, 2. — Melchior H. (1964). Reihe *Liliiflorae*. In: A. Englers. Syllabus der Pflanzenfamilien, II, 12. — McKelvey S. D., K. Sax. (1933). Taxonomie and cytological relationships of *Yucca* and *Agave*. J. Arnold Arbor., 14, 1. — Mookerjea A. (1956). A cytological study of several members of the *Liliaceae* and their interrelationships. Ann. Bot. Soc. «Vanamo», 29, 3. — Moran R. (1949). The *Agavaceae*. Desert. Plant life, 21, 5. — Porter C. L. (1967). Taxonomy of flowering plants. — Raven P. H. (1975). The bases of angiosperm phylogeny: Cytology Ann. Miss. Bot.

Garden, 62, 3. — S a t ô D. (1938). Karyotype alternation and phylogeny. IV. Karyotypes in *Amaryllidaceae* with special reference to the SAT-chromosome. Cytologia, 9, 2. — S a t ô D. (1942). Karyotype alternation and phylogeny in *Liliaceae* and allied families. Jap. J. Bot., 12, 1—2. — S c h l i t t l e r J. (1960). Die Asparageenphyllokladien erweisen sich auch ontogenetisch als Blätter. Bot. Jahrb., 79, 4. — S e n S. (1975). Cytotaxonomy of *Liliales*. Feddes. Repert., 86, 5. — S h a r m a A. K. (1969). Evolution and taxonomy of monocotyledons. Chromosomes Today, 2. — S h a r m a A. K., P. C. D a t t a. (1960). Chromosome studies in species of *Dracaena* with special reference to their means of speciation. J. Genetic, 57, 1. — S i m o n J. P. (1969). Serological studies in *Medicago*, *Melilotus*, *Trigonella* and certain other genera of the *Leguminosae*. Bot. Gaz., 130, 2. — T h o r n e R. F. (1968). Synopsis of a putatively phylogenetic classification of the flowering plants. Aliso, 6, 4. — T r a u b H. P. (1938). The tribes of *Amaryllidaceae*. Herbertia, 6. — T r a u b H. P. (1957). Classification of the *Amaryllidaceae* subfamilies, tribes and genera. Plant life, 13, 1. — T r a u b H. P. (1962). Classification of the *Amaryllidaceae*. Plant life, 18, 1—4. — T r a u b H. P. (1975). Class *Liliida* of superclass *Monocotyidra*. Taxon, 24, 4. — W h i t a k e r T. W. (1934). Chromosome constitution in certain *Monocotyledons*. J. Arnold Arbor., 15, 1. — W u n d e r l i c h R. (1950). Die *Agavaceae* Hutchinsons im Lichte ihrer Embryologie ihres Gynözeum — staubblatt- und Blattbaues. Österr. Bot. Zeitschr., 97, 3—5. — W u n d e r l i c h R. (1959). Zur Frage der Phylogenie der Endospermtypen bei den Angiospermen. Österr. Bot. Zeitschr., 106, 3—4. — Z w e i g e l t F. (1912). Vergleichende anatomie der *Asparagoideae*, *Aletroideae*, *Luzuriagoideae* und *Smilacoideae* nebst Bemerkungen über die Beziehungen zwischen *Ophiopogoideae* und *Dracaenoideae*. Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturw. Kl., 88, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 17 VI 1977.

SUMMARY

The method of immuno-electrophoresis of seed reserve proteins was used, the intensity of reactions being evaluated visually by the number and intensity of stripes of immuno-electrophoretical spectrum. The similitude of seed reserve protein structure, revealed by serological methods, has been shown to be much less among the genera of more primitive subfamilies *Melanthioideae* and *Asphodeloideae* than among members of more advanced subfamilies. The *Allioideae* subfamily in the volume regarded appears as a compact group, connected closely enough with other *Liliaceae* and only to a low extent with representatives of *Amaryllidaceae*, with which they are sometimes neared. The subfamily *Lilioideae*, being rather uniform in the structure of seed proteins among genera compiling it, is distinguished for absolute lack of connections with representatives of any other groups under study. The group *Agave—Yucca* serologically significantly differs from the *Dracaena* group. The affinity of the genus *Agave* with *Amaryllidaceae* and of *Hosta* with *Hemerocalleae* is not confirmed by our data. The nearest relatives of *Dracaena* group are most likely the representatives of the tribe *Polygonateae*. The group of *Amaryllidaceae* in the scope studied is serologically well isolated from *Liliaceae* and probably deserves being kept in the rank of a separate family.

УДК 581.524.3 : 576.8 : 547.992

Ю. М. Мирошниченко

СТРУКТУРА ФИТОМАССЫ В АССОЦИАЦИИ STIPA TENACISSIMA В АЛЖИРЕ И В ДРУГИХ СООБЩЕСТВАХ АФРО-АЗИАТСКОЙ АРИДНОЙ ОБЛАСТИ

YU. M. MIROSHNICHENKO. THE STRUCTURE OF PHYTOMASS IN ASSOCIATION OF STIPA TENACISSIMA IN ALGERIA AND OTHER COMMUNITIES OF AFRO-ASIATIC ARID REGION

Приводится характеристика экологических условий местообитаний фитоценозов Stipa tenacissima. Сообщаются результаты изучения биологической продуктивности ее фитоценозов в надземной и подземной сферах, вертикального и горизонтального распределения подземной фитомассы и ее структуры. Выявляются специфические особенности в структуре фитомассы и ее распределение в растительных сообществах Северной Африки, Казахстана, Каракумов и Монголии.

Альфовые сообщества с южносредиземноморским крупноплотнодерновинным (Лавренко, 1962) *Stipa tenacissima* Loefi. (по-арабски «альфа») в качестве эдификатора являются климаксовыми, широко распространенными на Высоких плато; встречаются они в Сахарском Атласе и в Северной Сахаре (Мирошниченко, 1970а, 1970б). В этих трех районах и проводились наши исследования. Среднее количество осадков на Высоких плато 250—300 мм, в Сахарском Атласе — 300—400, в Северной Сахаре (оазис Лагуат) — 167. Основная масса осадков выпадает осенью (26—35%), зимой (23—31%) и весной (28—32%); летом выпадает лишь 11—14% осадков (Мирошниченко, 1975а).

Альфовые сообщества изучались нами в 1968 г. на равнине в северной, средней и южной частях Высоких плато, на шлейфе и склонах невысоких гор Джебель бен Гаммад в средней части Высоких плато, а также в Сахарском Атласе и в Северной Сахаре (рис. 1). Альфовые сообщества занимают примерно четвертую часть площади Высоких плато. Число видов растений в этих сообществах на 100 м² достигает 20—25, на 1 га — 50 видов. Общее проективное покрытие от 15 до 25%. Бо́льшая часть проективного покрытия (до 95—97%) приходится на альфу, остальные 3—5% — на все другие виды. Растительный покров неоднороден: более густые участки, образуемые альфой, чередуются с сильно разреженными междерновинными участками с проективным покрытием лишь 1—3%, где изредка произрастают *Atractylis cancellata* L., *A. serratuloides* Sieb., *Filago germanica* L., *Launaea acanthoclada* Maire, *Echium spinescens* Medic., *Herniaria fontanesii* J. Gay, *H. hirsuta* L., *H. mauritanica* Murb., *Helianthemum ruficomum* (Viv.) Gross., *Eruca vesicaria* (L.) Cavan., *Euphorbia falcata* L., *Cutandia divaricata* (Desf.) Benth., *Koeleria pubescens* (Lam.) Beauv., *Thymus ciliatus* Desf., *Asparagus albus* L., *Asphodelus microcarpus* Salz. et Viv., *Thymelaea hirsuta* (L.) Endl., *Th. microphylla* (Coss. et Dur.) Meissn. и др. На 1 га насчитывается 4—8 тыс. особей альфы. Высота вегетативных побегов альфы 40—70, генеративных — 60—120 см. Диаметр ее дерновин в зависимости от возраста колеблется от 5—10 до 40—70 см и более, диаметр крон — 10—120 см. В северной части равнины чаще встречаются особи альфы с диаметром крон 50—60, по склонам возвы-

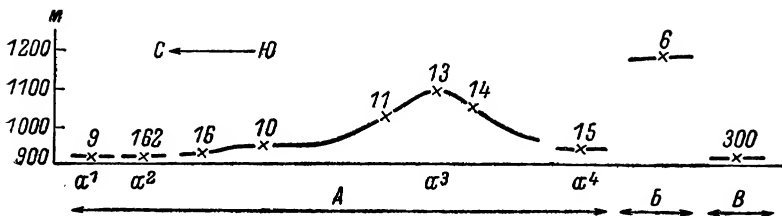


Рис. 1. Местонахождения исследованных фитоценозов асс. Stipa tenacissima в Северной Африке (Алжире).

На оси абсцисс — местонахождения и номера описаний, *на оси ординат* — высота над уровнем моря. *А* — Высокие плато: a^1 — северная часть плато, равнина; a^2 — средняя часть плато, равнина; a^3 — шлейф и склоны гор: середина северного склона, вершина, верхняя треть южного склона; a^4 — южная часть плато, равнина. *Б* — Сахарский Атлас. *В* — Северная Сахара, плоская равнина в 40 км южнее оазиса Лагуат.

шенностей — 20—40 см. На равнине альфа крупнее, чем на возвышенностях. Площадь ее дерновин составляет 13—14% от общей площади на севере равнины, 4—8% на возвышенностях и 4% на юге равнины.

На юге Высокие плато отграничены от Сахары хребтами Сахарского Атласа. В Сахарском Атласе встречаются редкостойные леса из *Pinus halepensis*, в которых на разреженных участках произрастает альфа. Данные по продуктивности в ассоциации Pinus halepensis—Stipa tenacissima приводятся для альфовой парцеллы, занимающей участки между соснами. В связи с большой протяженностью корней сосны в альфовой парцелле была определена надземная и подземная фитомассы альфы и подземная фитомасса сосны.

Распределение корней в значительной мере зависит от физических и химических свойств почв, поэтому в почвах определяли степень каменистости (в процентах от веса камней и мелкозема), ее агрегатное состояние (структурные отдельности разделяли на фракции просеиванием через сита разного диаметра, взвешивали и находили процент каждой фракции), влажность, а также механический и химический составы мелкозема. Альфовые сообщества на Высоких плато приурочены к светлым серо-коричневым супесчаным и легкосуглинистым дресвянисто-щебнистым почвам. Почвы маломощные, близко подстилаются очень плотной карбонатной плитообразной породой (с 30—40, а часто и с 10—20 см). Наименьшая каменистость почв в верхнем слое 0—10 см — от 11 до 47% (рис. 2—4). Глубже каменистость резко возрастает — до 75—95%. Анализ агрегатного состояния почвы показал, что в Сахарском Атласе среди структурных отдельностей преобладают частицы с наименьшим размером — меньше 0.5 мм (оп. 6). На северных и южных склонах хребтов участие мелких (менее 0.5 мм) и средних (0.5—3 мм) структурных отдельностей примерно одинаково (оп. 11, 14), а на вершине (оп. 13) преобладают мелкие частицы (рис. 3). Почвы на шлейфе (оп. 16, 16а, 16б) отличаются незначительным участием мелких и доминированием средних (0.5—3 мм) и крупных (3—10 мм) структурных отдельностей (рис. 2). Сравнение структуры почвы под дерновиной альфы (оп. 16), в 0.5 м (оп. 16а) и в 1 м от дерновины (оп. 16б) выявило, что под дерновиной резко преобладают крупные отдельности (3—10 мм) в слое 0—40 см. Между дерновинами их участие снижается, возрастает роль средних и мелких частиц. Механический анализ почв выявил относительную однородность генетических горизонтов по глубине — от поверхности до карбонатной плиты (рис. 3—4). Преобладающими фракциями являются мелкий и крупный песок и крупная пыль. Содержание илистых частиц в почвах на Высоких плато колеблется от 6 до 11%, а в Сахарском Атласе увеличивается до 16%.

Изучение динамики влажности почвогрунтов (рис. 2—4) показало, что весной в марте наблюдается наибольшая влажность почв — до 41—44%. Однако верхний горизонт (0—15 см) вдвое суше и весной. С глубины 25—35 см влажность почвы резко уменьшается — до 20% в сооб-

ществах с подстилающими пестроцветными глинами (оп. 16) и до 5—12% на почвах, подстилаемых карбонатной породой. Летом почва высыхает, и к середине осени влажность почвы с подстилающей карбонатной корой уменьшается до 6—10% даже в наиболее увлажненных горизонтах. Верхний слой 0—10 см имеет влажность лишь 2—4%, в более глубоких горизонтах она несколько выше (3—10%). Только после выпадения дождей в ноябре влажность почвы заметно повышается, до 12—20% на глубине 10—25 см; глубже она увеличивается незначительно. Верхний слой 0—10 см быстро просыхает. В конце осени, несмотря на спад жары в бездождливые периоды, почва просыхает, и к началу декабря ее влажность снижается до 8—10%. Выпадающие в декабре дожди повышают влажность почвы до 14—24%, и зимой за счет дождей она постепенно увеличивается.

Содержание гумуса в почвах около 3%. Гумус по профилю распределяется более или менее равномерно; только в почвах на склоне хребта наблюдается спад гумуса с глубиной. Отношение C : N очень широкое, из чего можно судить о том, что гумус этих почв очень грубый. Почвы характеризуются низким содержанием общего азота (0.0056—0.20), имеют слабощелочную реакцию (pH солевой 7.4—8.1). Значения pH по всему профилю почвы почти одинаковые, лишь очень слабо увеличиваются с глубиной. Почвенный поглощающий комплекс насыщен обменными катионами Ca и Mg, а Na отсутствует. Почвы очень бедны подвижным P_2O_5 (1.6—4.4 мг/100 г почвы), содержание K_2O — 8.4—44.3 мг/100 г.

Запас растительной массы и ее пространственное и вертикальное распределение определяли следующим образом. Учитывая неоднородность сложения растительности фитоценозов, запас растительной массы определяли в дерновинах и отдельно между ними с учетом занимаемой ими площади. Надземные части растений скашивали у поверхности и затем разбирали по фракциям: живая (зеленая) фитомасса и мертвая (мортмасса). Подземную растительную массу определяли в слоях по 10 см, в монолитах размером 100×10×10 см в трех повторностях, затем разбирали по фракциям: корни, корневища, подземные части побегов, что нами делалось и ранее: в 1958 г. в Монголии, в 1965 г. в Каракумах (Chepurko et al., 1972; Мирошниченко, 1975б).

Отделение подземных частей побегов от надземных и от корневищ и корней необходимо еще и потому, что они отличаются не только морфологически и функционально, но и по химическому составу. Так, анализы, проведенные в 1965 г., выявили, что подземные части побегов *Carex physodes* Bieb. в Каракумах содержат почти в 2 раза меньше макроэлементов, чем надземные зеленые, и меньше, чем корни, но в 2.5 раза больше, чем корневища (Chepurko et al., 1972; Базилевич и др., 1972). В Монголии фитомассу у *Stipa grandis* P. Smirn. определяли в июле 1958 г. в горно-степной (окр. г. Дархана, в 180 км севернее г. Улан-Батора) и степной (окр. пос. Баян, в 140 км юго-восточнее г. Улан-Батора) зонах и у *Stipa krylovii* Roshev. в районе г. Ундур-Хана с выделением трех фракций: надземные и подземные части побегов и корни. Анализ показал, что подземные части побегов у ковылей Монголии имеют бóльшую сумму элементов, чем надземные части побегов, но меньше, чем корни (табл. 1). Подземные части побегов *Stipa grandis* в Западном Хэнтее и *S. krylovii* в Восточном Хэнтее (Ундур-Хан) составляют 20—25% от всей подземной фитомассы, поэтому, учитывая неодинаковую роль разных частей растений в биологическом круговороте веществ, следует выделять в подземной фитомассе отдельно корни, корневища и подземные части побегов. Позже на это обратила внимание и Т. К. Гордеева (1977).

Изучение биологической продуктивности надземной и подземной сфер альфовых сообществ Алжира выявило следующие закономерности в ее пространственном распределении (табл. 2). Общий запас фитомассы приводится с учетом занимаемой площади отдельными микрогруппировками, или парцеллами, и особенностей структуры надземной и подземной массы,

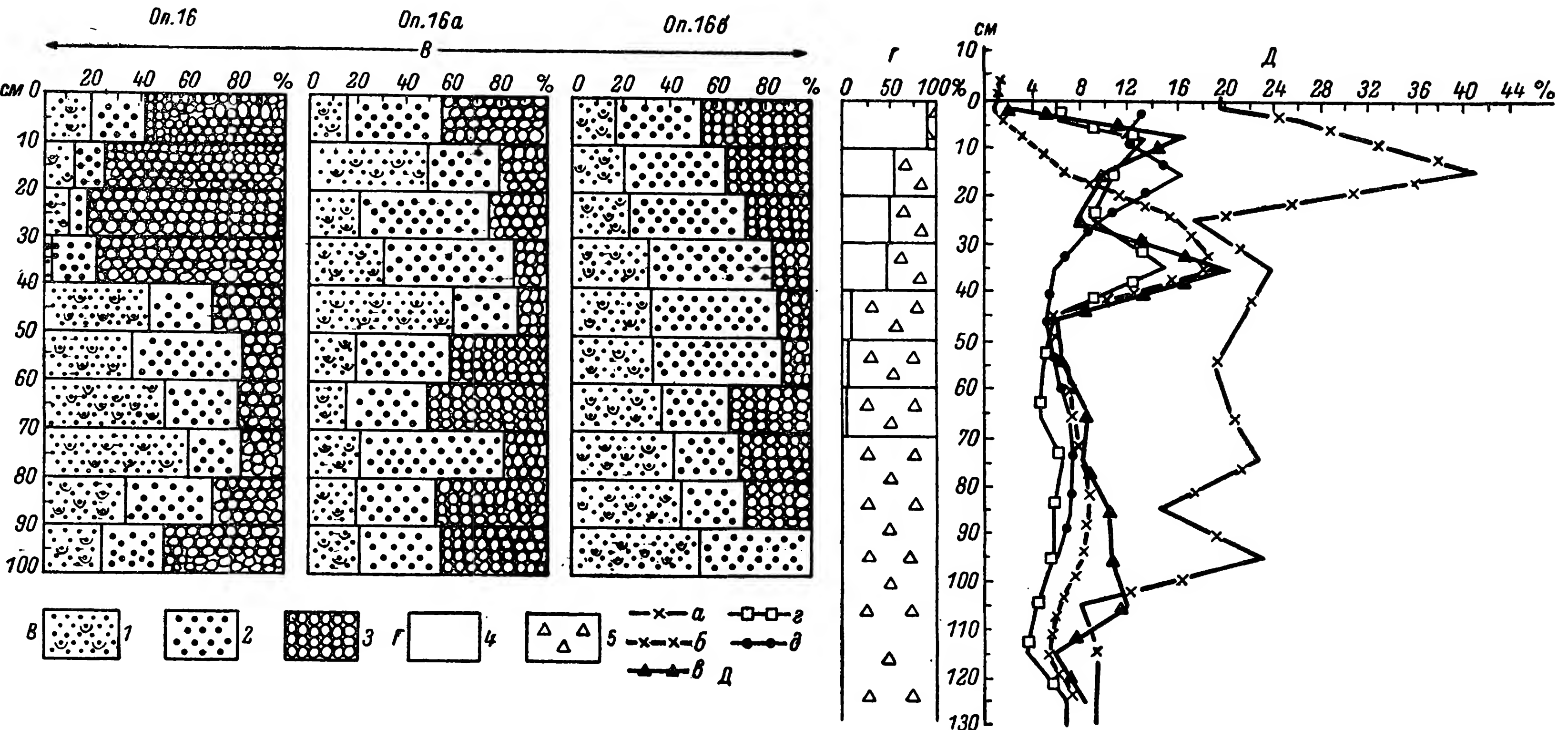
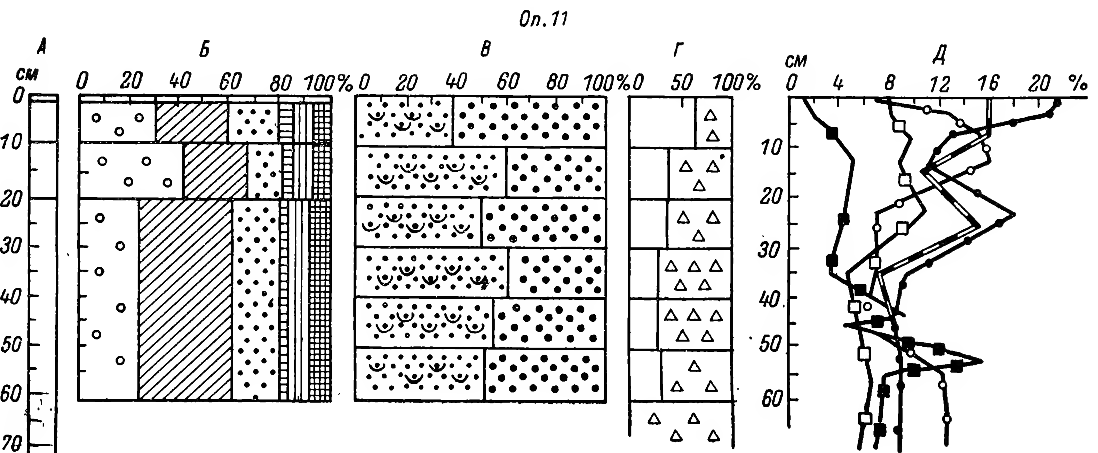


Рис. 2. Физические свойства почв в асс. Stipa tenacissima в середине шлейфа.

Оп. 16 — под дерновиной альфы; оп. 16а — в 0.5 м от дерновины; оп. 16б — в 1 м от дерновины. *В* — структура почвы: *1* — структурные отдельности размером менее 0.5 мм, *2* — 0.5—3 мм, *3* — 3—10 мм. *Г* — степень каменистости почвы: *4* — мелкозем, *5* — карбонатная порода (процент от общего веса). *Д* — полевая влажность почвы (процент от абс. сух. почвы): *а* — 18 III, *б* — 25 IX, *в* — 10 XI, *г* — 2 XII, *д* — 4 XII.



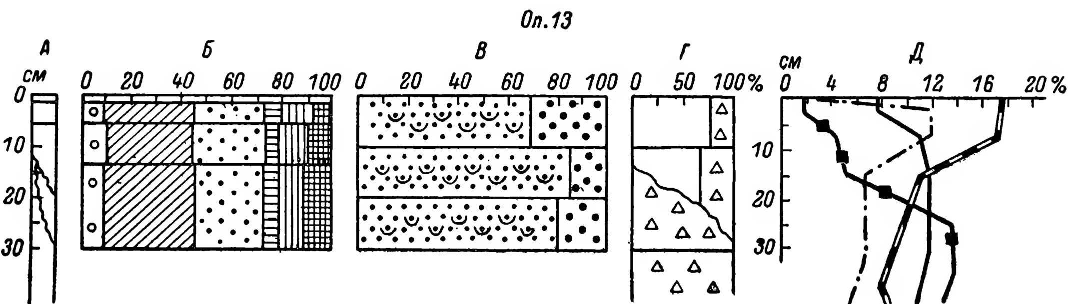


Рис. 3. Физические свойства почв на северном (оп. 11) и южном (оп. 14) склонах и на вершине хребта (оп. 13).

А — почвенные горизонты. *Б* — механический состав (в мм): *6* — песок крупный — 1—0.25, *7* — песок мелкий — 0.25—0.05, *8* — пыль крупная — 0.05—0.01, *9* — пыль средняя — 0.01—0.005, *10* — пыль мелкая — 0.005—0.001, *11* — ил, менее 0.001. *Д*: *е* — 18 IX, *ж* — 16 XII.

Остальные обозначения, как на рис. 2.

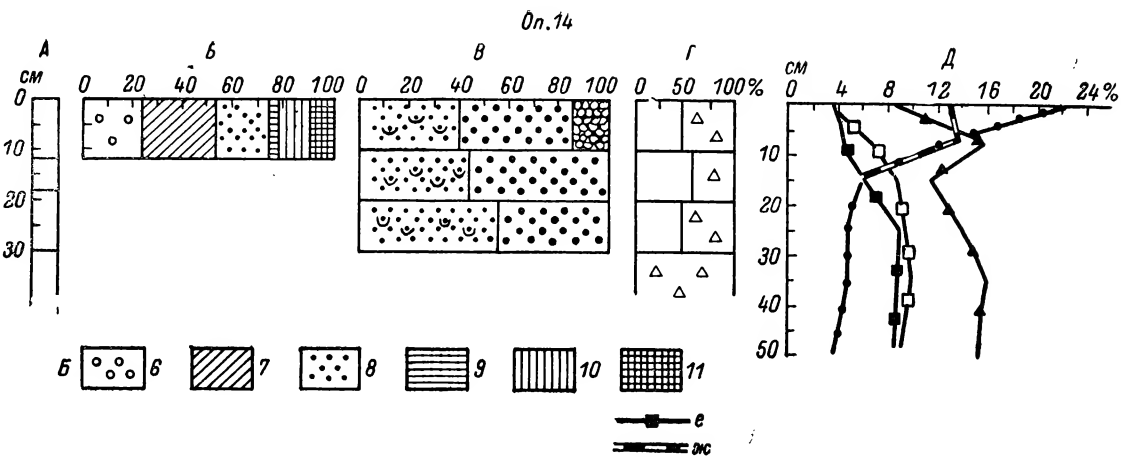


Рис. 3 (*продолжение*).

Рис. 4. Физические свойства почв в Сахарском Атласе (оп. 6) и Северной Сахаре (оп. 300). Обозначения, как на рис. 2, 3.

ТАБЛИЦА 1

Содержание химических элементов у ковылей Монголии (% к абс. сух. весу), 1958 г.

Части растений	Si	Ca	K	Mg	Al	Fe	P	S	Na	Cl	Mn	Сумма
Stipa grandis, горно-степная зона (г. Дархан)												
Надземные части побегов	0.28	0.25	0.14	0.05	0.01	0.31	0.07	0.16	0.02	0.32	0	1.61
Подземные части побегов	1.19	0.20	0.13	0.05	0.02	0.09	0.05	0.13	0.01	0.32	0.01	2.19
Корни	1.25	0.26	0.20	0.07	0.23	0.15	0.04	0.24	0.02	0.32	Следы	2.78
Stipa grandis, степная зона (пос. Баян)												
Надземные части побегов	0.50	0.14	0.46	0.06	0	0.02	0.06	0.11	0.36	0.31	сл.	2.02
Подземные части побегов	1.37	0.26	0.14	0.06	0.06	0.09	0.05	0.13	0.26	0.24	сл.	2.67
Корни	1.52	0.34	0.25	0.08	0.30	0.48	0.04	0.27	0.03	0.32	сл.	3.63
Stipa krylovii, степная зона (г. Ундур-Хан)												
Надземные части побегов	1.13	0.18	0.66	0.13	0.005	0.03	0.09	0.048	0.003	0	0.002	2.28
Подземные части побегов	1.47	0.55	0.47	0.13	0.07	0.10	0.08	0.05	0.004	0	0.020	2.98
Корни	1.96	0.91	0.33	0.33	0.40	0.77	0.13	0.06	0.007	0	0.031	4.93

ее пространственного распределения. Общий запас растительного вещества (фитомассы и мортмассы в надземной и подземной сферах) в альфовых сообществах наибольший на равнине (13.5—22.7 т/га, абс. сух. массы), меньше на шлейфах (11.7 т/га) и на склонах гор (3.8—6.4 т/га) и наименьший — в очень разреженных альфовых сообществах в Северной Сахаре, простирающихся южнее отрогов Сахарского Атласа (около 1 т/га). Во всех сообществах подземная фитомасса преобладает над надземной. Мортмасса сосредоточена в основном в надземной сфере.

Общий запас надземной растительной массы (живой и мертвой) в альфовых фитоценозах колеблется от 6.7—8.7 т/га на равнине, 4.0—6.8 т/га на шлейфах, 1.6—2.0 т/га по склонам гор до 0.2 т/га в Северной Сахаре. Однако в надземном растительном веществе живые побеги альфы составляют лишь 24—32% (реже около 40%), а ее мортмасса — 68—76%. Альфа образует до 92—98% растительной массы (живой и мертвой), другие виды — только 2—8%, а в густых сообществах — и менее 1%. Запас живой зеленой (в абсолютно сухом состоянии) фитомассы в альфовых сообществах колеблется от 2.2 т/га на равнине в северной и средней частях плато, 1.4—1.8 т/га на шлейфах, 0.5—0.9 т/га на склонах низких гор до 0.07 т/га в Северной Сахаре.

Анализ данных пространственного распределения фитомассы в фитоценозах показывает, что в надземной части она почти целиком (95.0—99.9%) приурочена к дерновинам; между дерновинами ее очень мало — 0.1—5%. В подземной сфере распределение фитомассы также неравномерно, однако более сглажено, особенно в разреженных сообществах. В более густых фитоценозах подземная фитомасса под дерновинами составляет 42% от общей подземной, между дерновинами — 58%. В менее густых сообществах подземная фитомасса под дерновинами достигает 28%, между дерновинами — 72%. В разреженных сообществах основная подземная фитомасса сосредоточена между дерновинами, составляя до 95% общей фитомассы в сообществе. В очень разреженных альфовниках Северной Сахары подземная фитомасса распределяется в горизонтальном направлении более равномерно по сообществу: 4% фитомассы находится под дерновинами при их площади 2.5% и 96% — между ними.

ТАБЛИЦА 2

Структура и запас надземной и подземной растительной массы (г/м², абс. сух. массы) и ее горизонтальное распределение в ассоциации Stipa tenacissima и общий запас (т/га, абс. сух. массы); 1968 г.

Структура и горизонтальное распределение растительной массы	Местонахождение									
	Высокие плато								Сахарский Атлас (долина)	Сахара (равнина)
	северная часть плато (равнина)	средняя часть плато						южная часть плато (равнина)		
		равнина	шлейф хребта		склоны хребта					
	номера описаний									
	9	162	16	10	11	13	14	15	6	300
Фитомасса (г/м²)										
Надземная	224	217	183	138	62	48	89	74	184	7
в том числе *Stipa tenacissima* (зеленые части в дерновине)	223	216	182	116	54	40	77	64	172	6
разнотравье (зеленые части между дерновинами)	1	1	1	22	8	8	12	10	12	1
Подземная, под дерновинами	4274	1836	1044	1064	611	313	690	569	2042	117
в том числе *Stipa tenacissima* (корни)	1292	1344	774	825	599	297	592	551	736	103
Stipa tenacissima (корневища)	1848	113	80	32	12	16	86	18	25	2
Stipa tenacissima (подземные части побегов)	1132	377	190	10	0	0	12	0	12	2
разнотравье (корни и корневища)	2	2	0	197	0	0	0	0	0	10
Pinus halepensis (корни)	—	—	—	—	—	—	—	—	1269	—
Подземная, между дерновинами	934	532	448	744	335	209	419	452	1752	70
в том числе *Stipa tenacissima* (корни)	929	527	445	393	240	121	276	340	302	40
разнотравье (корни и корневища)	5	5	3	351	95	88	143	112	145	30
Pinus halepensis (корни)	—	—	—	—	—	—	—	—	1305	—
Мортмасса (г/м²)										
Надземная	647	455	498	261	141	118	101	104	376	11
Подземная	139	59	35	43	21	11	25	22	20	12
Общий запас растительного вещества (т/га)	22.7	13.5	11.7	11.7	5.6	3.8	6.4	6.3	10.9 *	1.00
в том числе фитомасса	16.0	8.8	6.7	9.0	4.1	2.6	5.3	5.3	7.1	0.80
Надземная	2.2	2.2	1.8	1.4	0.6	0.5	0.9	0.7	1.3	0.07
Подземная (под дерновинами)	5.7	1.8	0.7	0.5	0.3	0.1	0.5	0.2	0.4	0.03
Подземная (между дерновинами)	8.1	4.8	4.2	7.1	3.2	2.0	3.9	4.4	5.4	0.70
Мортмасса (надземная и подземная)	6.7	4.7	5.0	2.7	1.5	1.2	1.1	1.0	3.8	0.20

* Запас надземной и подземной фитомассы без сосны.

Изучение подземной фитомассы альфовых сообществ в зависимости от условий произрастания выявило (табл. 2), что наибольший ее запас сосредоточен на равнине — под дерновинами (4274 г/м^2) и между дерновинами альфы (934 г/м^2); меньше — на шлейфах (под дерновинами до 1064 и между дерновинами — 448—744 г/м^2) и на склонах низких гор (313—690 и 209—419 г/м^2). В Сахарском Атласе между кронами сосны в альфовой парцелле подземная фитомасса альфы под ее дерновиной равна 736 г/м^2 (38%), запас корней *Pinus halepensis* — 1305 г/м^2 (62%). В очень разреженных альфовых фитоценозах Северной Сахары запас подземной фитомассы альфы наименьший — 103 г/м^2 под дерновинами и 40 г/м^2 между дерновинами.

В целом же по фитоценозу запас подземной фитомассы между дерновинами больше, чем под дерновинами, несмотря на то что запас подземной фитомассы на единицу объема выше под дерновинами. Это объясняется значительно большей площадью междерновинных участков, чем самих дерновин. Площадь дерновин альфы в фитоценозах на Высоких плато и Сахарском Атласе составляет 4—14%, в Северной Сахаре — 2.5%.

Доля других видов растений в сложении подземной фитомассы в альфовых сообществах небольшая, особенно под дерновинами — от 2 до 197 г/м^2. Между дерновинами роль разнотравья в накоплении фитомассы увеличивается (табл. 2). В разреженных альфовых сообществах на каменистых почвах между дерновинами разрастаются петрофиты *Atractylis serratuloides*, *A. cancellata*, *Herniaria hirsuta* и др., которые иногда образуют 50% всей подземной фитомассы сообщества.

Таким образом, в густых альфовниках подземная фитомасса и под дерновинами, и между дерновинами слагается почти целиком эдификатором — альфой. В более разреженных альфовых сообществах в фитомассе увеличивается роль петрофитного разнотравья и уменьшается участие альфы.

Анализ вертикального распределения подземной фитомассы в альфовых сообществах выявил следующие особенности. В фитоценозах с выраженным мелкоземистым горизонтом на равнине (оп. 9) запас всей подземной фитомассы под дерновинами альфы в верхнем слое 0—10 см составляет 74%, в слое 10—20 см — 16%, в слое 20—40 см — 10%, в слое 40—50 см — лишь 0.1%, т. е. основная ее масса приурочена к слою 0—10 см. Состав фитомассы под дерновинами в слое 0—10 см неоднороден: на корни в этом слое приходится лишь 8% от общей подземной фитомассы, 56% составляют корневища альфы и 36% — подземные части побегов, расположенные ниже уровня почвы. В слое 10—20 см фитомасса корней альфы превышает 90%, корневища — менее 10%. Глубже 20 см подземная фитомасса состоит только из корней. В целом в равнинных сообществах северной части плато запас корней альфы в слое 0—50 см под дерновинами достигает лишь 30% от всей подземной фитомассы, корневища составляют 43%, подземные части побегов — 27%. По толщине корни распределяются так: тоньше 0.5 мм — 4%, 0.5—1 мм — 75%, 1—2 мм — 16%, толще 2 мм — 5% от массы корней. В некоторых равнинных альфовниках в средней части плато корневища альфы составляют до 80%, а корни — лишь 20% от подземной фитомассы в верхнем слое 0—10 см (рис. 5, оп. 263).

На шлейфах гор под альфовыми сообществами, где почвы имеют меньшее количество мелкозема, среди подземной фитомассы под дерновинами преобладают корни (до 74%,) подземные части побегов составляют 18%, а корневища — 8% (рис. 6, оп. 16). Интересно проследить изменение запаса подземной фитомассы и ее структуру по территории в горизонтальном направлении, от дерновин к междерновинному пространству. Участок, описанный под номером 16а, расположен в 0.5 м от участка 16, вне дерновины. Запас фитомассы здесь в 2 раза меньше, чем под дерновиной. Резко отличается и структура фитомассы: корни составляют 98%, корневища — 2%. Под дерновиной преобладают корни толще 1—2 мм (до 46% от всей подземной фитомассы), а тончайшие (менее 0.5 мм) корни составляют лишь 10%. В 0.5 м от дерновины преобладают корни более

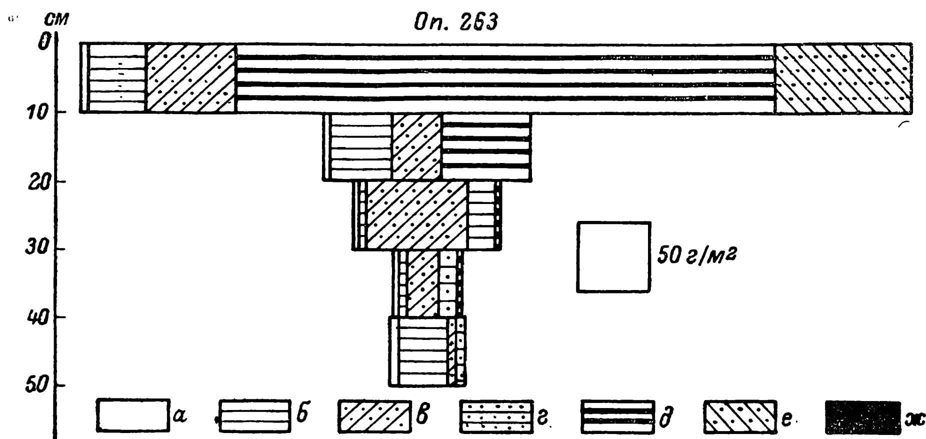


Рис. 5. Вертикальное распределение подземной фитомассы *Stipa tenacissima* по почвенному профилю в средней части Высоких плато на равнине.

Здесь и на рис. 6—8: *а*—*г* — корни разного диаметра: *а* — тоньше 0.5 мм, *б* — 0.5—1 мм, *в* — 1—2 мм, *г* — 2—4 мм; *д* — корневища; *е* — подземные части побегов; *ж* — мертвые органы.

мелкие: тоньше 0.5 — 38%, 0.5—1 мм — 36%. На участке в 1 м от дерновины (оп. 16б) запас корней в 2.8 раза меньше, чем в описании 16а и в 5 раз меньше, чем в описании 16 (под дерновиной). В 1 м от дерновины среди корней преобладают тонкие: менее 0.5 мм — 15% и 0.5—1 мм — 56%. Таким образом, по мере удаления от дерновин альфы запас подземной фитомассы в одинаковом объеме почвы сильно снижается, а структура ее изменяется.

В альфовниках по склонам невысоких гор (рис. 7) масса корней располагается по профилю без той закономерности, которая характерна для альфовых сообществ на равнине и по пологим шлейфам. Здесь наибольшая подземная фитомасса приурочена к слою 0—10 см, ниже фитомасса убывает постепенно. По склонам же и вершине хребта масса корней распределена неравномерно в зависимости от залегания карбонатных пород.

В альфовых парцеллах разреженного сосняка в Сахарском Атласе в верхнем слое 0—10 см доминируют корни альфы, в слое 10—30 см преобладают корни *Pinus halepensis*, в слое 30—40 см масса корней альфы и сосны примерно одинаковая (рис. 8). Основной запас всей подземной фитомассы (60%) залегает в слое 10—20 см.

На южной границе ареала альфовых сообществ — в Северной Сахаре — основной запас корней (84%) приурочен к верхнему слою 0—10 см. Ниже в слое 10—20 см имеется 13% корней и в слое 20—30 см — лишь 3%.

Сравнение состава подземной фитомассы альфы в разных условиях произрастания выявило, что соотношение между корнями, корневищами и подземными частями побегов сильно колеблется. На равнине корни составляют менее одной трети от подземной фитомассы; значительная часть фитомассы слагается корневищами и подземными частями побегов. При уменьшении слоя почвенного мелкозема, увеличении каменистости и приближении к поверхности карбонатной плиты на шлейфах и особенно на склонах низких гор резко возрастает доля корней, а запас корневищ и подземных частей побегов уменьшается (табл. 2). В Каракумах также было выявлено, что при ухудшении условий произрастания — при зарастании пустынным мхом *Tortula desertorum*, поглощающим до половины осадков, — изменяется структура подземной фитомассы; доля подземных частей побегов уменьшается с 23 до 13—19%, а при сильном выпасе — до 5% (Мирошниченко, 1975б).

В разных районах огромной Афро-Азиатской аридной области в соответствии со своеобразием климатических и почвенных условий наблюдаются специфические особенности динамики зеленой фитомассы (Мирош-

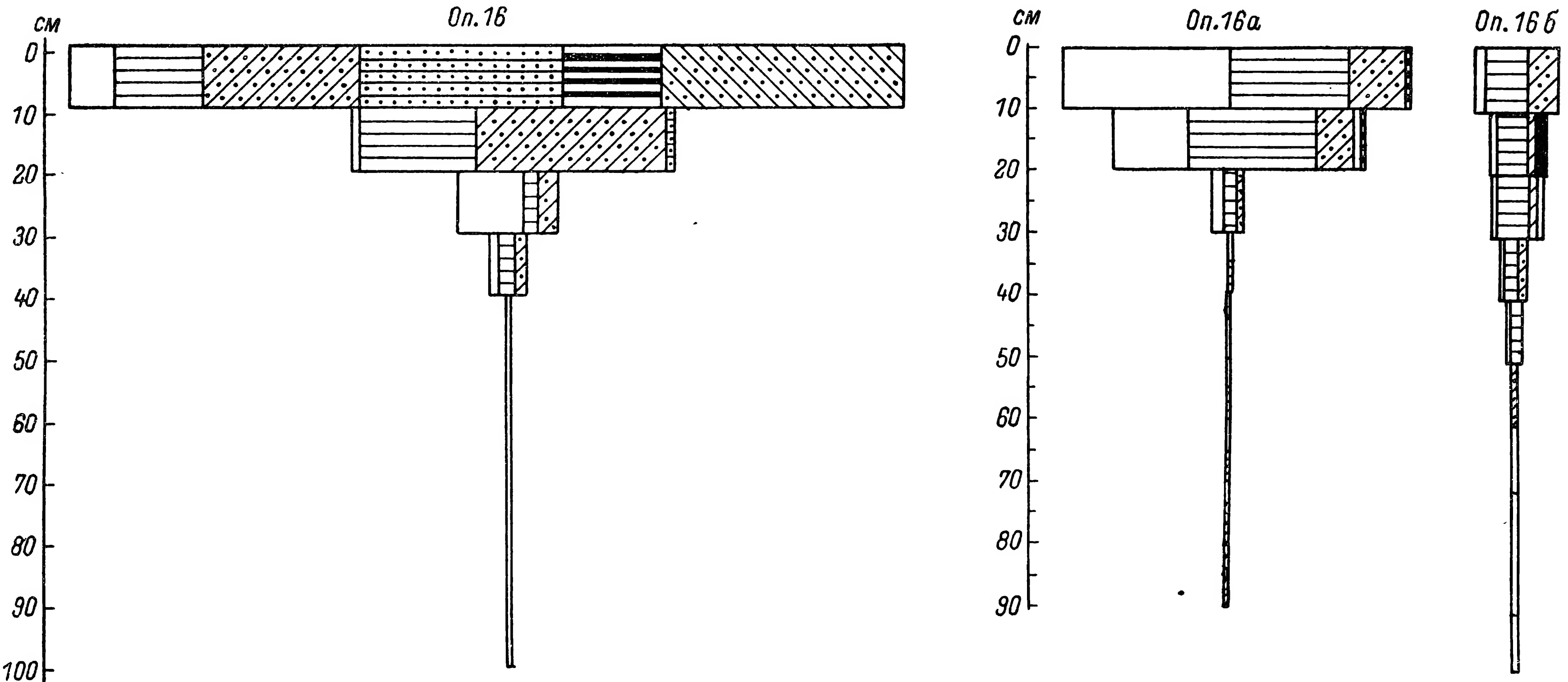


Рис. 6. Вертикальное и горизонтальное распределение подземной фитомассы *Stipa tenacissima* на середине шлейфа.

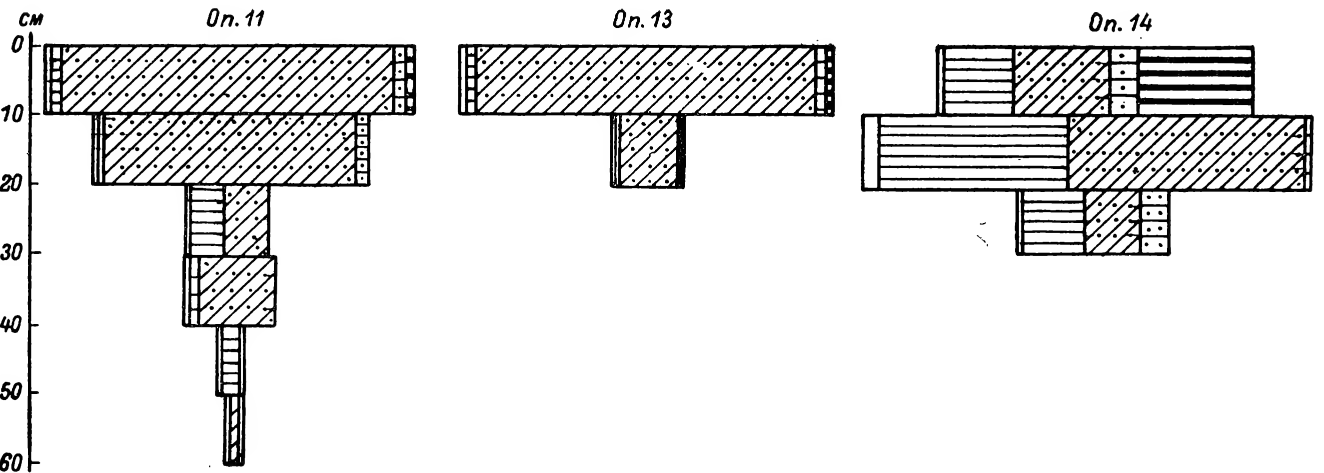


Рис. 7. Вертикальное распределение подземной фитомассы под дерновинами *Stipa tenacissima* на склонах хребта.

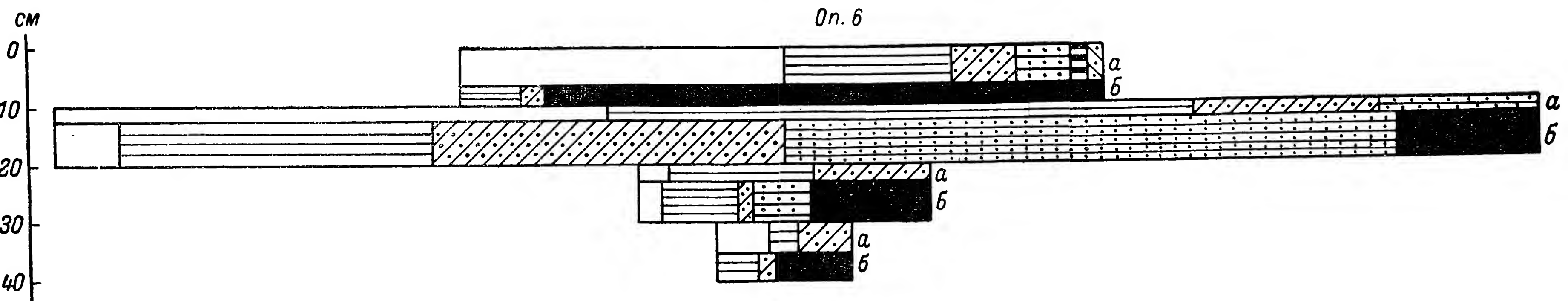


Рис. 8. Вертикальное распределение подземной фитомассы под дерновиной *Stipa tenacissima* в альфовой парцелле (между кронами сосны) в асс. Pinus halepensis—Stipa tenacissima в Сахарском Атласе.

а — Stipa tenacissima, б — Pinus halepensis.

ниченко, 1975а). Не меньший интерес представляют сравнение надземных и подземных запасов фитомассы и ее вертикальное распределение в ковыльных сообществах Северной Африки, Казахстана и Монголии, а также в осоковых парцеллах ассоциации Haloxylon persicum—Carex physodes (Каракумы) и в змеевковых и вострецовых сообществах Монголии (табл. 3).

Запас надземной фитомассы в ковыльных сообществах Высоких плато Алжира несколько меньше, чем в Казахстане и Монголии. Запас же подземной фитомассы на Высоких плато Алжира (4.5—7.4 т/га) значительно меньше, чем в Казахстане (14.8—18.4 т/га) и особенно в Монголии (21.5—35.8 т/га). Поэтому запас всей фитомассы на Высоких плато (5.5—9.4 т/га) меньше, чем в Казахстане (16.4—20.3 т/га) и Монголии (23.7—38.3 т/га). Запасы мортмассы в альфовниках больше, чем в сообществах Казахстана и Монголии вследствие того, что в надземной массе альфы доминируют отмершие побеги, которые накапливаются в течение нескольких лет и составляют 58—76% от всего запаса, а в Монголии — 9—28%.

Сравнение фитомассы в пустынях показывает, что наибольший ее запас в надземной и подземной сферах наблюдается в Туране (Каракумы), меньше — в Гоби и самый наименьший запас — в Северной Сахаре (табл. 3). Очень низкая продуктивность альфовников в Северной Сахаре объясняется небольшим количеством осадков (167 мм в год) при огромной испаряемости, которая превышает таковую в Казахстане в 12—15 раз. В Гоби осадков меньше (129 мм), но основная их масса (84%) выпадает летом в вегетационный период, благодаря чему рост растений происходит в относительно благоприятных условиях. В Каракумах осадков еще меньше (113 мм), но они приурочены к вегетационному периоду; к тому же для песчаных почв характерны хорошее проникновение осадков и слабое физическое испарение.

Анализ данных по вертикальному распределению фитомассы показал (табл. 3), что в наиболее худших почвенно-климатических условиях основной запас фитомассы приурочен к верхнему 0—20 см слою почвы — на Высоких плато, в Северной Сахаре и в Гоби. Приуроченность основной подземной фитомассы к верхнему почвенному слою объясняется слабым промачиванием почв в глубину. Почва в Гоби глубже 20—30 см сухая, запас влаги ниже мертвого запаса, в то время как верхний слой периодически увлажняется (Мирошниченко, 1966, 1967). В Северной Сахаре влажность почвы еще меньше, до 2—6% даже в зимний период (рис. 4), чем и объясняются низкий запас фитомассы и ее приуроченность к верхнему почвенному слою.

В других районах Афро-Азиатской аридной области подземная фитомасса распределяется по вертикальному профилю более равномерно: в Центрально-Казахстанском мелкосопочнике в верхнем 0—20 см слое находится 62—63% подземной фитомассы, в Каракумах — 72%, в степях Монголии — 54—62%. Значительная часть подземной фитомассы (38—46%) залегает ниже 20 см, особенно в Монголии, что объясняется более глубоким промачиванием почв, обусловливающим проникновение корней в более глубокие слои.

Следует обратить внимание на то, что в Каракумах под влиянием зарастания пустынным мхом, поглощающим около 50% осадков, резко снижается запас надземной и подземной фитомассы осоки *Carex physodes* — с 4.8 до 2 т/га (табл. 3). Одновременно с уменьшением фитомассы происходит и ее перераспределение. Так, в осоковых парцеллах осоково-черносаксауловых сообществ без мха в верхнем слое 0—20 см почвы сосредоточено 72% всей подземной фитомассы, при слабом зарастании мхом — 74, при среднем — 79, при сильном — 83, при очень сильном — 87%. При пастбищной дигрессии также наблюдаются уменьшение фитомассы (хотя и в меньшей мере, чем при зарастании мхом) и сосредоточение подземной фитомассы в верхнем слое. Таким образом, ухудшение условий произрастания вызывается или почвенно-климатическими, или фитогенными (зарастание мхом), или зоогенными (выпас скота) факторами.

ТАБЛИЦА 3

Географические закономерности в распределении запасов фитомассы в фитоценозах Афро-Азиатской аридной области

Показатели	Северная Африка (Алжир)				Центральный Казахстан (мелкосопочник)		Юго-Восточные Каракумы (ст. Репетек)							Монголия			
	Северная Сахара	Сахарский Атлас	Высокие плато				Carex physodes							степная зона			пустынная зона (Гоби)
			равнина	горы			без мха	зарастание мхом				выпас					
	Stipa tenacissima				Stipa lessingiana	Stipa sareptana		слабое	среднее	сильное	очень сильное	слабый	средний	Stipa krylovii	Cleistogenes squarrosa	Leymus chinensis	Stipa gobica+S. glareosa
Запас надземной и подземной растительной массы (т/га, абс. сух. вес)																	
Фракции																	
Σ фитомассы	0.80	7.1	9.4	5.5	16.4	20.3	4.8	3.1	2.7	2.35	1.97	4.10	3.56	23.7	26.5	38.3	3.70
надземная	0.07	1.3	2.0	1.0	1.6	1.9	0.2	0.1	0.1	0.05	0.04	0.18	0.04	2.2	1.9	2.5	0.10
подземная	0.73	5.8	7.4	4.5	14.8	18.4	4.6	3.0	2.6	2.30	1.93	3.92	3.52	21.5	24.6	35.8	3.60
Σ мортмассы	0.20	3.8	4.6	2.3	2.4	2.9	1.3	1.0	0.7	0.6	0.5	1.0	0.9	1.6	1.1	1.4	1.64
надземная	0.11	3.7	4.4	2.2	0.6	0.7	0	0	0	0	0	0	0	0.9	0.3	0.2	0.04
подземная	0.09	0.1	0.2	0.1	1.8	2.2	1.3	1.0	0.7	0.6	0.5	1.0	0.9	0.7	0.8	1.2	1.60
Σ всего запаса	1.0	10.9	14.0	7.8	18.8	23.2	6.1	4.1	3.4	2.95	2.47	5.1	4.46	25.3	27.6	39.7	5.34
Вертикальное распределение подземной фитомассы (% от общего ее запаса)																	
Горизонты, см																	
0—20	97	88	90	81	62	63	72	74	79	83	87	80	81	54	56	62	83
20—40	3	12	9	18	22	20	20	21	20	16	11	15	17	26	28	22	14
40—100	0	0	1	1	16	17	8	5	1	1	2	5	2	20	16	16	3

В заключение можно сделать следующие выводы.

Альфовые сообщества (Stipa tenacissima) имеют общий запас растительного вещества 14 т/га абс. сух. массы на равнинах Высоких плато, 7.8 т/га по склонам низких гор, 10.9 т/га в Сахарском Атласе и до 1 т/га в Северной Сахаре. Фитомасса формируется в основном (92—99% запаса) эдификатором сообществ — альфой, на другие виды приходится лишь 1—8%. Подземная фитомасса (4.5—7.4 т/га на Высоких плато и склонах гор и 0.7 т/га в Северной Сахаре) преобладает над надземной (1—2 и 0.07 т/га соответственно).

Пространственное распределение фитомассы в горизонтальном направлении в альфовых сообществах неоднородно: 95—99% надземной массы приурочены к дерновинам альфы и лишь 1—5% находится между дерновинами. В подземной сфере горизонтальное распределение фитомассы также неравномерное, однако более сглаженное: под дерновинами в более густых сообществах сосредоточено 28—42%, в разреженных сообществах — 5—14%, остальная масса находится между дерновинами. Подземная фитомасса альфы под дерновинами слагается из корней, корневищ и подземных частей побегов; между дерновинами она состоит из одних корней.

Общий запас растительного вещества в надземной и подземной сферах в альфовых сообществах на Высоких плато Алжира (7.8—14 т/га) меньше, чем в ковыльных сообществах Центрально-Казахстанского мелкосопочника (18.8—23.2 т/га) и особенно в степях Монголии (25.3—39.7 т/га). В надземной массе в ассоциации Stipa tenacissima преобладает мортмасса (58—76%), в ассоциации Stipa krylovii в Монголии доминируют зеленые побеги (72%). В Северной Африке на Высоких плато Алжира в альфовых сообществах основная подземная фитомасса (81—90%) сосредоточена в верхнем слое 0—20 см, а в ковыльных сообществах Казахстана — 62—63%, в степях Монголии — 54 — 62%.

В экстрааридных пустынных районах Афро-Азиатской аридной области, в Гоби и особенно Сахаре, формируется наименьший запас фитомассы — 3.7 и 0.8 т/га, с мортмассой — 5.3 и 1 т/га. Подземная фитомасса сосредоточена почти целиком в верхнем слое 0—20 см. В Гоби в ассоциации Stipa gobica+S. glareosa в верхнем слое 0—20 см находится 83%, в Сахаре в ассоциации Stipa tenacissima — 97% подземной фитомассы.

В Каракумах в осоковых Carex physodes парцеллах асс. Haloxylon persicum—Carex physodes и H. ammodendron—Carex physodes в верхнем слое 0—20 см сосредоточено 72% всей подземной фитомассы по сравнению с 81—90% на Высоких плато, 97% в Сахаре (Алжир) и 83% в Гоби. Более глубокое расположение подземной фитомассы *Carex physodes* объясняется нами наличием песчаных почв в Каракумах, способствующих лучшему проникновению осадков и обеспечивающих более равномерное развитие корней по профилю, чем в Сахаре и Гоби. На Высоких плато Алжира и в Гоби осадки проникают на меньшую глубину и быстрее испаряются, особенно в Сахаре, обусловливая поверхностное расположение корней, улавливающих дожди, росу, туманы и т. д.

Поселение пустынного мха *Tortula desertorum* при отсутствии выпаса вызывает иссушение почвы, уменьшает фитомассу *Carex physodes*, изменяет соотношение между подземными частями побегов, корневищами и корнями и обусловливает большее развитие подземной фитомассы осоки в верхнем слое 0—20 см, до 83—87% от всей фитомассы при замоховении против 72% без мха. При выпасе почва также иссушается и в ее слое 0—20 см имеется 80—81% подземной фитомассы против 72% без выпаса и мха.

Таким образом, ухудшение условий произрастания под влиянием почвенно-климатических (в Гоби и особенно в Сахаре), фитогенных (зарастание мхом и перехват им осадков) или зоогенных (выпас) факторов обусловливают уменьшение фитомассы и ее перераспределение по вертикальному профилю. Уменьшение осадков определяет сосредоточение корней в самом верхнем двадцатисантиметровом слое.

ЛИТЕРАТУРА

Базилевич Н. И., Н. Л. Чепурко, Л. Е. Родин, Ю. М. Мирошниченко. (1972). Биогеохимия и продуктивность черносаксаульников Юго-Восточных Каракумов. Проблемы освоения пустынь, 5. — Гордеева Т. К. (1977). Особенности вертикальной структуры фитомассы некоторых сообществ Монголии. В кн.: Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л. — Лавренко Е. М. (1962). Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки. — Мирошниченко Ю. М. (1966). Закономерности распределения надземной и подземной растительной массы в фитоценозах Евразиатской степной области. Бот. ж., 51. 8. — Мирошниченко Ю. М. (1967). Биологическая продуктивность и вертикальное сложение растительной массы некоторых фитоценозов в МНР. Бот. ж., 52, 8. — Мирошниченко Ю. М. (1970а). Геоботанические исследования в Алжире (Изучение биологической продуктивности фитоценозов Высоких плато). Бот. ж., 55, 5. — (Мирошниченко Ю. М.) Mirochnitchenko Yu. (1970б). Résultats de recherches expérimentales. Variations saisonniéres des récoltes et exploitation rationnelle des pâturages. Etude geobotaniques des pâturages du secteur ouest du département de Médéa de l'Algerie. — Мирошниченко Ю. М. (1975а). Особенности сезонной динамики продуктивности в фитоценозах Афро-Азиатской аридной области. Бот. ж., 60, 8. — Мирошниченко Ю. М. (1975б). Изменение структуры саксаульников под влиянием выпаса и зарастания мхом в Восточных Каракумах. Проблемы освоения пустынь, 5. — (Чепурко Н. Л., Н. И. Базилевич, Л. Е. Родин, Ю. М. Мирошниченко) Chepurko N. L., N. J. Bazilevich, L. E. Rodin, Yu. M. Miroshnichenko. (1972). Biogeochemistry and productivity of Haloxyloneta ammodendroni in South-Eastern Karakum Desert. In: Eco-physiological foundation of ecosystems productivity in Arid Zone.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 8 VI 1976.

SUMMARY

Alpha communities (*Stipa tenacissima*) possess a total stock of vegetative substance of 7.8-14 t/ha of absolute dry mass on High plateau in Algeria and 0.97 t/ha in South Sahara. The spatial distribution of phytomass is heteronenic. The structural composition of underground *Stipa tenacissima* phytomass under tuft is more complicated: it is formed by the underground parts of shoots, rhyzomes and roots. Between tufts the phytomass consists of roots only. The stock of plant substance of Algerian High plateau is less than in feather-grass communities of Central Kazakhstan low hill-lands (18.8-23.2 t/ha), and still less in comparison with Mongolian steppes (25.3-39.7 t/ha). In the overground mass of *Stipa tenacissima* the mortmass prevails (58-76%), whereas in Karakums and Gobi — the green mass does. In Karakums, in sedge *Carex physodes* parcells, in the upper soil layer (0-20 cm) 72% of all the overground phytomass is concentrated, compared with 81-90% on High plateaus, 97% in Sahara and 83% in Gobi. This is explained by the presence of sand soils in Karakums. *Tortula desertorum* grows where there is no grazing and causes the drying of soil, decreases the phytomass of *Carex physodes* (as well as *Haloxylon persicum* and all shrubs) and thus conditions the concentration of 83-87% of total phytomass (compared with 72%, the mosses not accounted) in the upper soil layer. Grazing leeds to the drying of the soil as well, and the underground phytomass in the 0-20 cm layer reaches 80%.

Thus, the change for the worse of the drowing conditions under the influence of edaphoclimatic factors (in Gobi and, especially, in Sahara), phytogenic factors (overgrowing of *Tortula desertorum* and ist depriving other plants of water), or zoogenic factors (grazing), conditions the decrease of the underground phytomass and results in its high concentration in the upper (0-20 cm) soil layer.

УДК 581.84 : 584.4 : 581.46 : 582.547.1

Е. Н. Маня-Черней

АНАТОМИЧЕСКОЕ И МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ СОЦВЕТИЙ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА ARACEAE

E. N. MANYA-CHERNEJ. ANATOMICAL AND MORPHOLOGICAL STUDIES OF INFLORESCENCE IN SOME SPECIES OF *ARACEAE*

Впервые описаны строение и развитие цветка и его частей в соцветии у трех видов: *Anthurium lindenianum* C. Koch et August, *Lasia spinosa* (L.) Thw., *Spathiphyllum blandum* Schott из разных подсемейств, принадлежащих к группе с обоеполыми цветками и с околоцветником сем. *Araceae*. Общие признаки у этих видов: паренхиматизация всех частей цветка, отсутствие механических тканей и слабое развитие проводящей системы. Высказано положение о том, что железистые ткани рыльца, канала столбика и морфологически различных типов обтураторов составляют единую структурную и функциональную систему, способствующую прорастанию пыльцевой трубки в зародышевый мешок, оплодотворению и развитию семяпочки.

Накопление в полости завязи, содержащей белки, танины и сахара, бесцветной слизи, образующейся в результате жизнедеятельности всей системы железистых тканей, свидетельствует о ее биологическом значении для развития семяпочек, их питания и для предохранения семян от высыхания.

Обильное образование в разгар цветения в паренхиме всех частей цветка кристаллов щавелевокислого кальция (друз, рафид) и танинов и уменьшение их количества в процессе жизни цветка говорят о том, что они в одном случае вовлекаются в обмен веществ в процессе роста и развития генеративных органов, в другом являются отбросом.

Анатомические и морфологические признаки, выявленные для каждого изученного вида в отдельности, являются устойчивыми и могут быть использованы для решения вопросов морфологии, систематики и филогении сем. *Araceae*.

Многочисленные виды обширного семейства *Araceae*, представленные в основном тропическими и субтропическими многолетними травами, лианами, эпифитами и полуэпифитами, принадлежат к числу ценных декоративных растений закрытого грунта и широко культивируются во многих странах. Растения этого семейства привлекают к себе внимание своим экзотическим обликом, оригинальной формой и необыкновенной окраской листьев, изящной красотой соцветий, элегантным разрезом покрывала соцветий, контрастом окраски покрывала и початка.

Кроме того, среди ароидных встречается очень много видов, используемых в медицине, в эфирномасличной и парфюмерной промышленности, а также в ликерно-водочном производстве. Большая часть представителей этого семейства содержит сапонин или подобные ему соединения, а также алкалоиды, нитроглюкозиды, эфирные масла и дубильные вещества.

Большой интерес морфологов вызывали главным образом поразительные морфологические различия соцветий, а также разнообразие в строении цветка и его частей.

Данные о морфологии и анатомии покрывала соцветия некоторых ароидных имеются у ряда исследователей (Engler, 1879, 1905, 1911; Baillon, 1895; Goebel, 1931; Савченко, Маня, 1970), но особенности строения соцветия, цветка и его частей в литературе освещены недостаточно. Можно указать на небольшое число работ в какой-то степени затрагивающих эти вопросы (Van-Tieghem, 1866; Кожевников, 1878; Engler, Prantl, 1889; Engler, Krause, 1908; Maire, 1957; Маня, 1971).

Мы провели сравнительное анатомическое и морфологическое исследование строения цветка у трех видов ароидных с целью выяснения структурных особенностей и установления таксономических признаков для решения вопросов морфологии, систематики и филогении этого семейства.

Для исследования были взяты три вида из разных подсемейств, принадлежащих к группе ароидных с обоеполыми цветками и с околоцветником: *Anthurium lindenianum* C. Koch et August — подсем. *Pothoideae*, *Lasia spinosa* (L.) Thw. — подсем. *Lasioideae*, *Spathiphyllum blandum* Schott — подсем. *Monsteroideae*.

Материал был собран в оранжереях Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде, а *Anthurium lindenianum* дополнительно получен из оранжерей Батумского и Сухумского ботанических садов АН ГрузССР.

Для фиксации материала использованы спирт 70° и фиксаторы ФАА, Навашина и Карнуа. Постоянные препараты изготовляли по общепринятой цитологической методике с окрашиванием генцианом фиолетовым в комбинации с оранжем, а также — по Е. С. Аксенову (1967).

Из свежесобранного и фиксированного в спирте материала приготовляли препараты по общепринятой анатомической методике с применением различных способов окраски: на одревеснение — сафранин и раствор флороглюцина в спирте, с последующей обработкой концентрированной соляной кислотой; на крахмал — иод-иод-калий; на масла, опробковение и кутинизацию — Судан III; на дубильные вещества — хлорное железо и насыщенный раствор двухромовокислого калия. Окрашивание осмофоров производили нейтральным красным (Прозина, 1960; Эсау, 1969).

Морфологические особенности строения соцветия, цветков и их частей изучали под бинокулярной лупой МБС-I, а препараты — под микроскопом МБИ-3. Анатомические и морфологические рисунки изготовляли с помощью рисовального аппарата РА-4.

Результаты исследования

Anthurium lindenianum

Верхушку побега занимает початок, у основания которого находится покрывало соцветия. Цветки на конусе нарастания соцветия появляются акропетально, по сближенной спирали. Части цветка закладываются также акропетально. Цветок имеет форму четырехгранной призмы и состоит из четырех листочков околоцветника, четырех тычинок и одного пестика (рис. 1, *А*, *Б*). Формула цветка — $P_{2+2}A_{2+2}G_{(\underline{2})}$.

О к о л о ц в е т н и к состоит из двух кругов листочков. Два листочка первого круга охватывают своими краями два листочка второго круга, имеющих сравнительно меньшие размеры. В верхней части все листочки становятся мясистыми и принимают форму свода, полностью закрывая тычинки и пестик на ранних стадиях их развития. Анатомическое строение околоцветника весьма своеобразно. Мезофилл по структуре гомогенный, имеет мелкие плотно сомкнутые клетки, содержащие большое количество кристаллов щавелевокислого кальция в виде друз и рафид. Кроме того, в клетках накапливается бесцветная слизь, что является характерным признаком *A. lindenianum*. Слизь образуется не только в клетках листочков околоцветника, но и в других частях цветка, а также в покрывале и оси соцветия (Савченко, Маня, 1970). Эпидерма листочков околоцветника состоит из тонкостенных, плотно расположенных клеток, длительное время сохраняющих свою жизнедеятельность. С наружной стороны она покрыта тонким и гладким слоем кутикулы. Устьица непогруженные, парацитного (параллельно-клеточного) типа, с некоторым проявлением энциклоцитности (кольцеклетности). Они располагаются преимущественно на абаксиальной стороне сводчатой части

листочков околоцветника. Иногда встречаются устьица значительно крупнее основных клеток эпидермы (рис. 1, *В*).

Количество образующихся дубильных веществ и кристаллов щавелевокислого кальция в листочках околоцветника на разных стадиях развития цветка различно. К периоду цветения оно постепенно возрастает, а после оплодотворения и в начале развития плода уменьшается. Это связано с тем, что их роль в процессе жизни растения меняется. Обильное накопление кристаллов щавелевокислого кальция и танинов во всех частях цветка до оплодотворения и их растворение в период роста и формирования плода свидетельствуют о том, что эти вещества в значительной мере вовлекаются в общий обмен в процессе активного роста органов. Но отложение кристаллов и танинов в клетках, претерпевших глубокие изменения, вплоть до исчезновения всех органоидов клетки, и использование их в течение значительного времени показывают, что они могут быть и отбросами (Александров, Приходько, 1924; Савченко, Комар, 1926). Для *A. lindenianum* характерно сохранение жизнедеятельности околоцветника во время формирования и созревания плода. В этот период в клетках паренхимы околоцветника наблюдается небольшое количество дубильных веществ и кристаллов.

Каждый листочек околоцветника снабжен одним проводящим пучком, идущим от оси соцветия, который, не доходя на одну треть до конца верхней части листочка, разветвляется на два небольших пучка. Проводящий пучок коллатеральный, закрытый и состоит из двух-трех трахеид и небольшого участка флоэмы.

Тычинки, как и листочки околоцветника, располагаются в два круга, по одной паре в каждом; при этом первая пара (боковые тычинки) появляется раньше и всегда опережает в своем развитии вторую (заднюю и переднюю тычинки). Тычинки наружного круга противостоят листочкам наружного круга околоцветника, а тычинки внутреннего круга — листочкам внутреннего круга. Таким образом, цветок *A. lindenianum* является типично обдиплостемонным. Каждая тычинка состоит из четырехгнездного пыльника и однопучковой тычиночной нити. Пыльники яйцевидные и раскрываются продольной щелью (рис. 1, *Г*).

Цветки *A. lindenianum* проявляют ярко выраженную протерогинию. Когда семяпочки вполне развиты и готовы к оплодотворению, пыльники того же цветка еще не появляются на поверхность початка из-под закрывающих их листочков околоцветника. Только когда рыльце побуреет и утратит способность выделять капли слизи, происходит вскрывание пыльников: сначала раскрываются пыльники тычинок наружного круга, а затем внутреннего. Таким образом, можно считать, что *A. lindenianum* является строго перекрестноопыляющимся растением. В оранжереях, где часто отсутствуют условия для перекрестного опыления, у него наблюдаются разрастание завязи и образование плода без оплодотворения с последующей редукцией зародышевого мешка, что отмечает и Д. Кемпбел (Campbell, 1900).

Эпидерма тычиночной нити состоит из одного слоя тонкостенных, плотно сомкнутых клеток, слегка кутинизированных. Паренхиму составляют плотно расположенные клетки, сильно вакуолизированные. Проводящий пучок имеет две-три трахеиды и небольшой участок флоэмы. Заканчивается он слепо вблизи верхушки связника. В каждой половине пыльника у основания гнезда находится участок, в клетках которого содержатся дубильные вещества (рис. 1, *Д*).

Гинецей формируется двумя плодолистиками. Он паракарпный, однако в верхней и нижней частях завязи имеются синкарпные зоны. Вследствие сильного разрастания цветков на початке пестики, расположенные в центре цветка, принимают, так же как и цветки, форму четырехгранной призмы. Они состоят из слегка граненой завязи, короткого столбика, на вершине которого находится опушенное рыльце (рис. 1, *Е*).

Эпидермальные клетки рыльца на ранней стадии развития становятся железистыми и сильно отличаются от клеток паренхимы и подстилающих

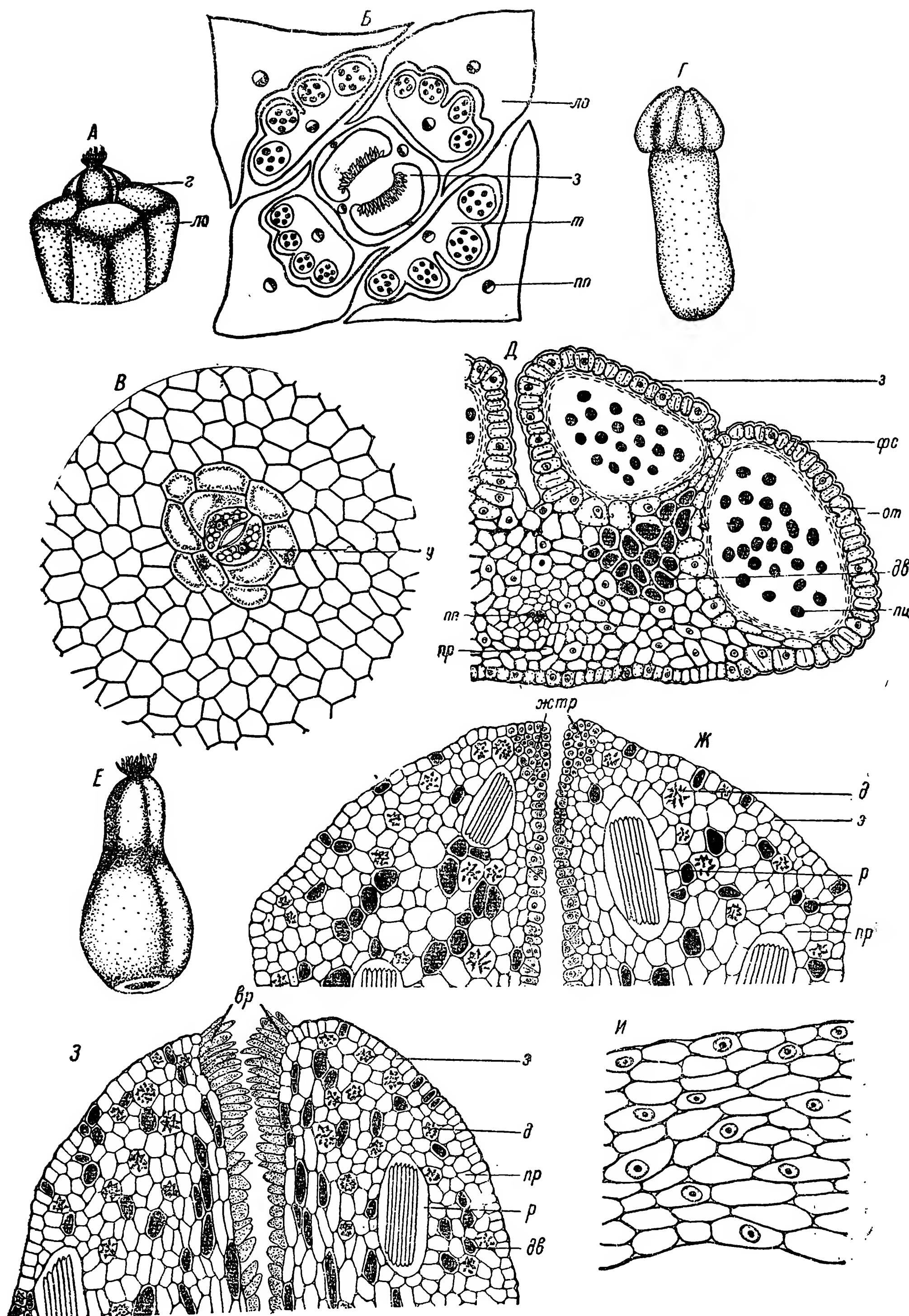


Рис. 1. *Anthurium lindenianum.*

А — общий вид цветка; Б — схема его поперечного разреза; В — эпидерма верхней части листочка околоцветника (вид сверху); Г — общий вид тычинки; Д — поперечный разрез тычинки; Е — завязь; Ж, З — продольные срезы столбика под рыльцем на ранней и поздней стадиях развития; И — участок продольного среза стенки завязи.

г — гинецей, *ло* — листочки околоцветника, *з* — завязь, *т* — тычинка, *пп* — проводящий пучок, *у* — устьице, *э* — эпидерма, *фс* — фиброзный слой, *от* — остатки тапетума, *дв* — дубильные вещества (танины), *пц* — пыльца, *пр* — паренхима, *жтр* — железистая ткань рыльца, *вр* — волоски рыльца, *д* — друза, *р* — рафида.

слоев своим густым содержимым и крупными ядрами. Клетки эпидермы, выстилающие канал столбика, имеют такое же строение. В паренхиме столбика, состоящей из тонкостенных, сравнительно небольших клеток, происходит обильное накопление дубильных веществ и кристаллов щавелевокислого кальция в виде рафид и друз (рис. 1, *Ж*, *З*). Идиобласты, содержащие рафиды, своими гигантскими размерами резко выделяются среди клеток паренхимы. Эпидермальные и субэпидермальные клетки, выстилающие канал столбика, как и клетки рыльца, отличаются от клеток паренхимы не только своими размерами, но и по строению и физиологическому состоянию (рис. 1, *Ж*). Они имеют густое содержимое, относительно крупные ядра и долгое время находятся в состоянии активного деления, о чем свидетельствуют многочисленные митозы. Эти деления клеток, выстилающих канал столбика у *A. lindenianum*, были отмечены также Гегеном (Gueguen, 1901—1902).

Структура столбика и рыльца на более поздних стадиях развития несколько изменяется. Клетки эпидермальной ткани рыльца и клетки, выстилающие канал столбика, вытягиваются и принимают форму длинных железистых волосков, которые перед оплодотворением выступают из канала наружу в виде султана. По мере углубления по каналу столбика в полость завязи длина этих волосков уменьшается и они приобретают форму сосочковидных клеток железистого характера, а субэпидермальные клетки сильно вытягиваются по длине оси (рис. 1, *З*). Таким образом, эпидермальный слой сосочковидных и удлиненных субэпидермальных клеток составляет проводниковую ткань открытого типа, по которой происходит прорастание пыльцевой трубки. Строение паренхимы столбика и рыльца мало изменяется, однако накопление пластических веществ сильно возрастает. Клетки, содержащие дубильные вещества и идиобласты с рафидами, увеличиваются и вытягиваются по длине столбика.

Стенка завязи состоит из восьми-десяти рядов вытянутых в длину клеток паренхимы, для которых характерно полное отсутствие дубильных веществ и кристаллов щавелевокислого кальция. Наружная эпидерма состоит из одного слоя плотно сомкнутых изодиаметрических клеток, покрытых тонким слоем кутикулы, клетки же внутренней эпидермы вытягиваются параллельно поверхности завязи (рис. 1, *И*).

К моменту оплодотворения в тканях столбика и рыльца увеличивается количество дубильных веществ и кристаллов щавелевокислого кальция, но по мере приближения к завязи их количество резко уменьшается, а в клетках стенки завязи они полностью отсутствуют. У *A. lindenianum* плацентация париетальная, что отмечает и Ван-Тигем (Van-Tieghem, 1866) для других видов рода *Anthurium* Schott.

Семяпочка закладывается в виде меристематического бугорка, и по мере роста и развития ее фуникулюс удлиняется, а сама семяпочка поворачивается ко дну завязи. У *A. lindenianum* семяпочка анатропная, крассинуцеллятная, двупокровная. Внутренний интегумент длиннее наружного (рис. 2).

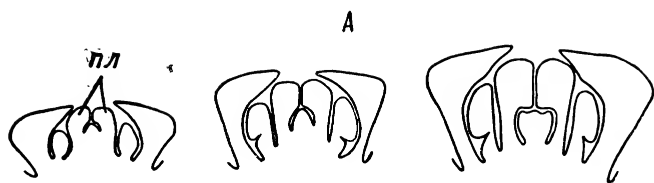
На очень ранней стадии развития семяпочки, когда она еще представлена меристематическим бугорком, на плаценте возникают одноклеточные волоски, которые развиваясь удлиняются и становятся железистыми, образуя плацентарный обтуратор. В начале развития завязи, когда еще рыльце не сформировано, у основания столбикового канала развиваются многочисленные железистые волоски, представляющие собой плодолисти-

---

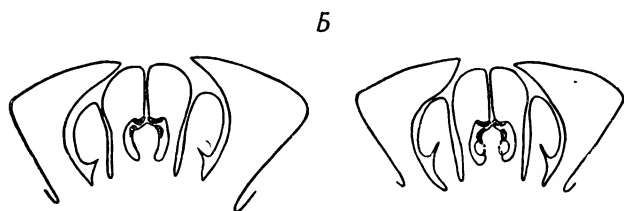
Рис. 2. *Anthurium lindenianum*.

Схемы продольных разрезов цветка на разных фазах развития: *А* — фаза бутона, *Б* — заложение семяпочек, *В* — полное формирование семяпочек, *Г* — опыление.
пл — плодолистики, *по* — плодолистиковый обтуратор, *пцо* — плацентарный обтуратор, *фо* — фуникулярный обтуратор, *пн* — пыльники, *с* — семяпочка, *тн* — тычиночная нить. Остальные обозначения, как на рис. 1.

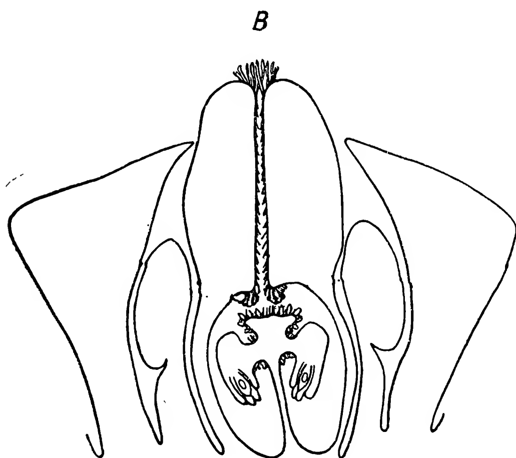
А



Б



В



Г

пн
вр
г
ло
по
пцо
с
фо
тн
пп

ковый обтуратор. Последний располагается над верхней частью колонки завязи, покрытой такими же железистыми волосками. С развитием семяпочки, когда фуникулюс начинает вытягиваться, у его основания развиваются одноклеточные железистые волоски, формирующие фуникулярный обтуратор. Эти три типа обтураторов описаны М. И. Савченко (1973) для других семейств покрытосемянных растений.

Следует отметить, что у *A. lindenianum* формируются три морфологически различных типа обтураторов: плацентарный, плодолистиковый и фуникулярный, которые, соединяясь с проводниковой тканью столбика и рыльца, формируют единую систему железистых тканей, играющих важную роль в процессе опыления, оплодотворения и развития семяпочки.

Независимо от морфологической природы обтураторов они всегда состоят из сравнительно крупных клеток, представляющих собой железистые волоски и группы клеток с густой цитоплазмой и большими ядрами. Клетки обтураторов во многом сходны с клетками железистых волосков других органов, а также с клетками проводниковой ткани столбика и рыльца. На образование таких волосков у других ароидных указывают П. Парлатор (Parlatore, 1852), Дж. Капус (Capus, 1878) и др.

Полное развитие обтураторов к моменту созревания зародышевого мешка, их отмирание после оплодотворения, железистый характер клеток, накопление в них питательных веществ рассматриваются морфологами как приспособительные признаки, способствующие выполнению важных функций питания и проведения пыльцевой трубки к зародышевому мешку (Behrens, 1875; Schweiger, 1905; Савченко, Комар, 1965; Савченко, 1973; Поддубная-Арнольди, 1976, и др.).

В результате жизнедеятельности всей системы железистых тканей гинецея в полости завязи скапливается большое количество бесцветной слизи, содержащей белки, танины и сахара, которая обволакивает семяпочки. Динамика накопления слизистого вещества и его потребление во время цветения дают основание предполагать, что оно играет существенную роль в питании семяпочек в процессе их развития (Первухина, 1962). Слизь, в которую погружены семяпочки, остается в виде пленки и на зрелом семени, предохраняя его от высыхания (Buell, 1935). После оплодотворения обтураторы разрушаются. Р. Ейде, Д. Никольсон, П. Шервин (Eyde at al., 1967) считают, что накопление слизи в полости завязи является результатом разрушения железистых волосков канала столбика и рыльца, но об обтураторах они не упоминают. Мы считаем, что скопление слизи в полости завязи происходит в результате жизнедеятельности всей секреторной системы: морфологически различных типов обтураторов, железистых клеток и волосков канала столбика и рыльца.

К моменту созревания семяпочки на рыльце, как правило, появляется капля слизи, которая, смешиваясь с пыльцой, прилипает к жукам, посещающим растение. Таким образом, происходит перенос пыльцы с початков одних растений на початки других, что и обусловливает их перекрестное опыление (Hubbard, 1895).

В итоге следует сказать, что вся система железистых тканей гинецея обеспечивает выполнение различных функций, способствующих перекрестному опылению, прорастанию пыльцевых трубок в зародышевый мешок, оплодотворению, питанию семяпочек и предохранению семян от высыхания.

Lasia spinosa

Початок *L. spinosa* короткий (2—3 см дл.), цилиндрической формы, светло-фиолетового цвета, отличается тонким и нежным ароматом. Цветки этого вида по внешней форме очень сходны с цветками *Anthurium lindenianum* и имеют такую же формулу — $P_{2+2}A_{2+2}G_{(\underline{2})}$ (рис. 3, *A*).

Околоцветник, как и у *A. lindenianum*, состоит из листочков, расположенных в два круга, по два листочка в каждом. Наружная эпидерма листочка околоцветника образована одним слоем клеток, покрытых кутикулой с зубчатым очертанием. Эпидерма внутренней стороны листочка

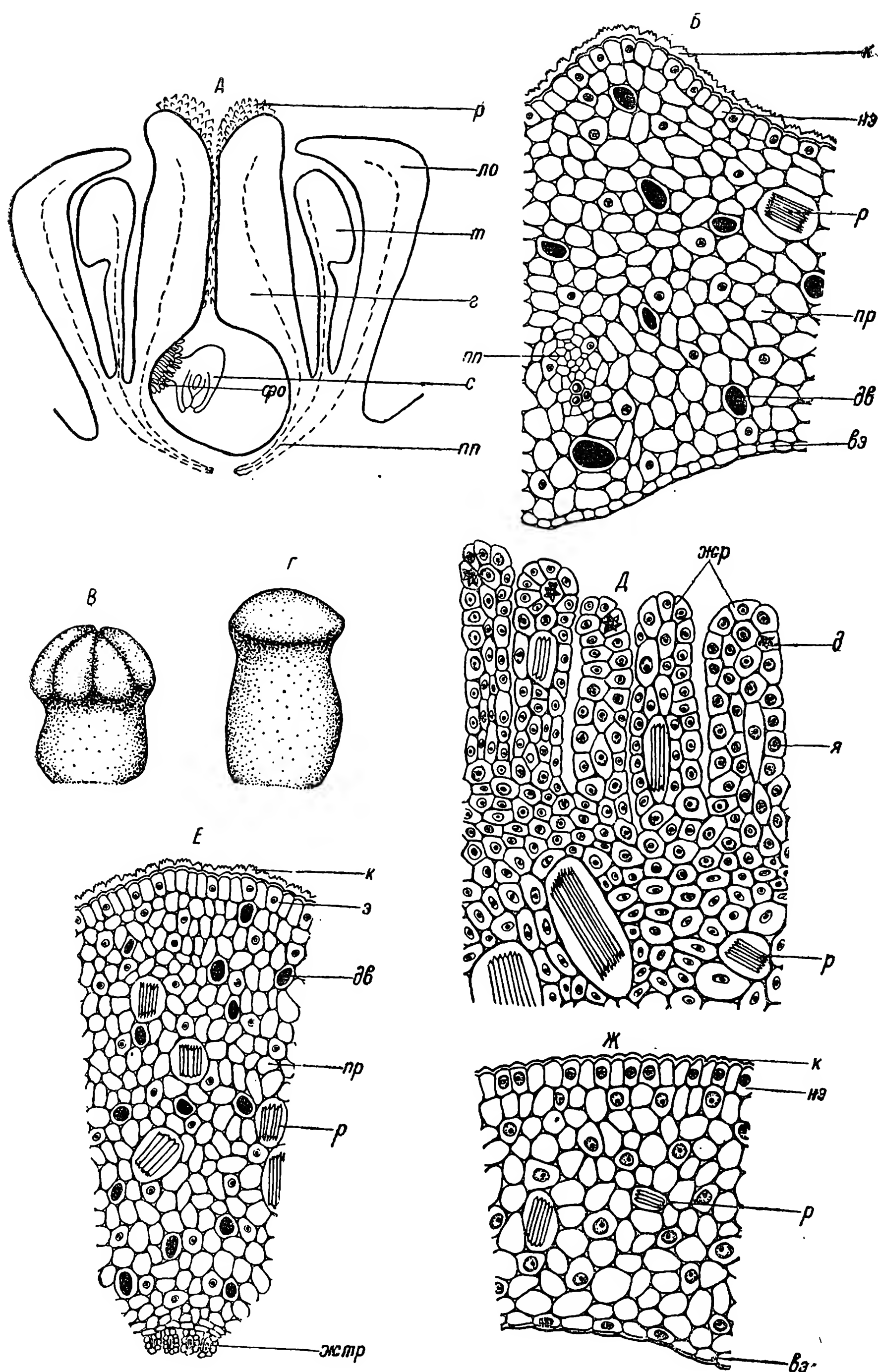


Рис. 3. *Lasia spinosa.*

А — схема продольного разреза цветка, *Б* — поперечный разрез листочка околоцветника, *В* — тычинка, *Г* — гинецей, *Д* — отдельный участок рыльца, *Е* — поперечный разрез столбика, *Ж* — участок поперечного разреза стенки завязи.
р — рыльце, *к* — кутикула, *нэ* — наружная эпидерма, *вэ* — внутренняя эпидерма, *я* — ядро, *жр* — железки рыльца (осмофоры).
Остальные обозначения, как на рис. 1 и 2.

околоцветника состоит также из одного слоя плотно сомкнутых мелких клеток с тонкой, но гладкой кутикулой. Мезофилл гомогенный, состоит из небольших клеток, располагающихся довольно плотно. В некоторых клетках наблюдается образование дубильных веществ. Характерной чертой в строении листочка околоцветника *L. spinosa*, как и у *A. lindenianum*, является наличие среди клеток паренхимы большого количества идиобластов с рафидами. Проводящий пучок околоцветника составляют две-четыре спиральные трахеиды и небольшой участок флоэмы (рис. 3, *Б*).

Тычинки также расположены в два круга; каждая из них состоит из короткой, мясистой тычиночной нити и двух пыльников, раскрывающихся продольной щелью (рис. 3, *В*).

У *L. spinosa*, как и у *A. lindenianum*, ярко выражена протерогиния. После опыления пыльцой других растений и процесса оплодотворения короткая тычиночная нить начинает расти и пыльники, которые до этого времени были покрыты сводчатыми листочками околоцветника, выносятся наружу, где происходит их раскрывание с освобождением пыльцы. Эпидерма тычиночной нити состоит из одного слоя тонкостенных плотно сомкнутых клеток. В паренхиме тычиночной нити, особенно у ее основания, содержится большое количество дубильных веществ, которых по направлению к концу тычинки становится меньше, а в связнике опять увеличивается. Пыльники имеют хорошо развитый фиброзный слой. Проводящий пучок слабо развит и заканчивается в верхней части тычиночной нити.

Гинецей паракарпный, формируется двумя плодолистиками. Он состоит из небольшой завязи яйцевидной формы, очень короткого столбика и рыльца, имеющего вид шапочки (рис. 3, *Г*).

У *L. spinosa* в отличие от *A. lindenianum* рыльце густо покрыто многоклеточными железками (рис. 3, *Д*). Среди клеток в средней части железки располагаются идиобласты с рафидами, а в верхней по краям железки встречаются клетки с друзами. Железки — железистые выросты — сосредоточены только на рыльце и в верхней части канала столбика; ниже он покрыт чуть продолговатыми эпидермальными клетками, которые также являются железистыми. Паренхима столбика и рыльца содержит в большом количестве идиобласты с рафидами, которые располагаются концентрическим кругом вокруг канала столбика. В паренхиме происходит накопление дубильных веществ. В верхней части столбика наружная эпидерма покрыта сильно волнистым слоем кутикулы, в нижней — тонким и гладким (рис. 3, *Е*).

Початок *L. spinosa* имеет очень тонкий и нежный аромат, обусловленный летучими веществами, главным образом эфирными маслами, которые выделяются железистыми выростами, составляющими рыльцевую ткань. С. Фогель назвал их осмофорами от греческого «осмо» — запах и «фор» — носитель (цит. по Эсау, 1969). Они окрашиваются довольно интенсивно нейтральным красным. Выделение летучих веществ происходит в течение короткого времени и связано с расходованием большого количества запасных веществ.

Стенка завязи *L. spinosa* состоит из десяти-тринадцати слоев мелкоклетной паренхимы, в которой изредка встречаются рафиды. Наружная эпидерма стенки завязи образована одним слоем небольших плотно сомкнутых клеток с тонким и гладким слоем кутикулы; внутренняя — одним слоем клеток, вытянутых параллельно поверхности завязи (рис. 3, *Ж*).

Семяпочка небольшая, анатропная, крассинуцеллятная, с двумя интегументами. Наружный интегумент длиннее внутреннего, однако микропиле формируется только внутренним интегументом. Фуникулюс короткий. Возникает семяпочка в верхней части гнезда завязи субмаргинально по шву плодолистиков. Плацентация париетальная (рис. 3, *А*).

В полости завязи *L. spinosa* накапливается бесцветная слизь, являющаяся, как и у *A. lindenianum*, продуктом жизнедеятельности железистых образований гинецея. Плодолистиковый обтуратор отсутствует.

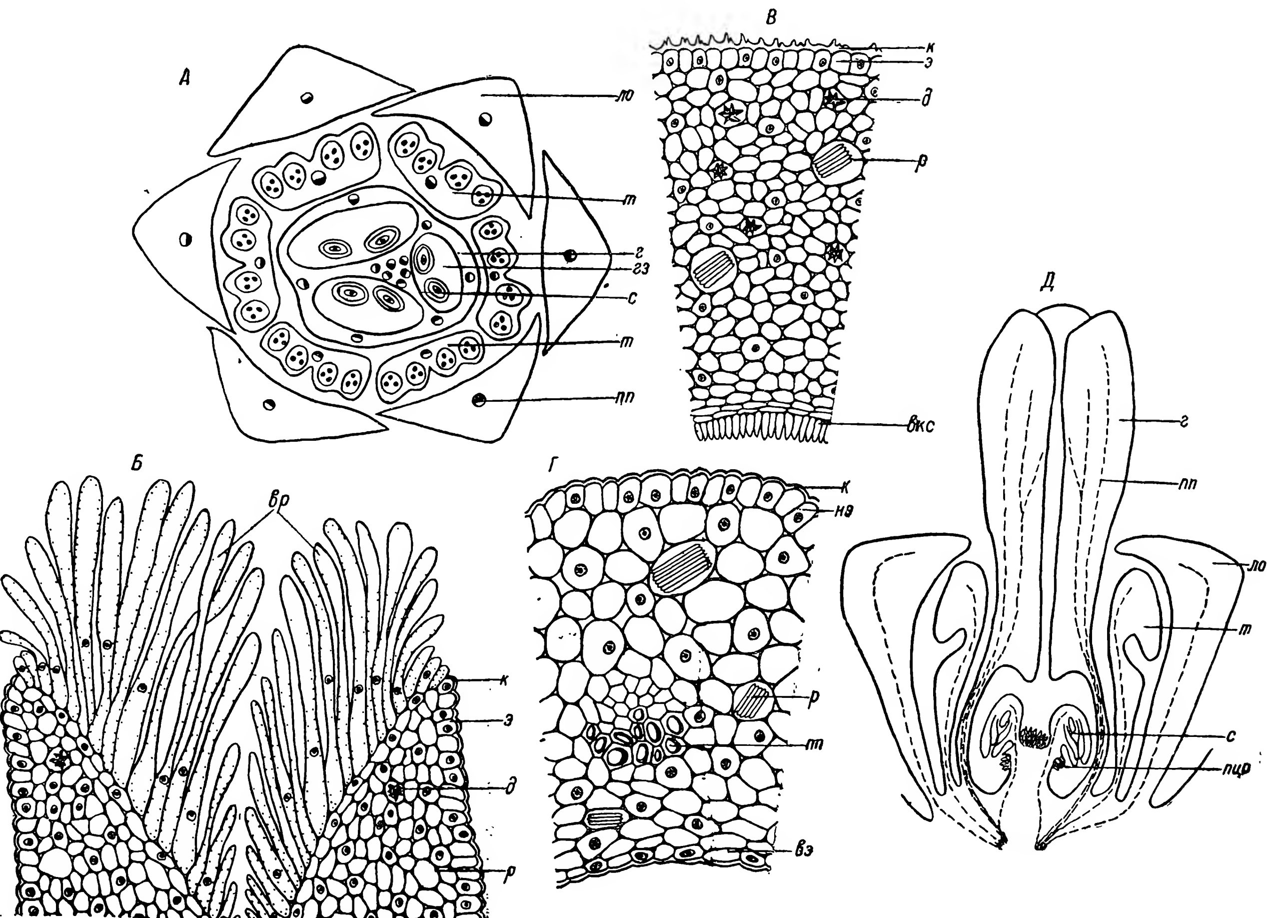


Рис. 4. *Spathiphyllum blandum.*

А — схема поперечного разреза цветка, *Б* — продольный разрез рыльца, *В* — участок поперечного разреза столбика, *Г* — участок поперечного разреза стенки завязи, *Д* — схема продольного разреза цветка.

гз — гнездо завязи, *вкс* — волоски канала столбика.

Остальные обозначения как на рис. 1—3.

Початок *S. blandum* несет по всей своей длине цветки призматической формы, над которыми выступает массивный, сильно вытянутый столбик с рыльцем. Цветки располагаются очень плотно по сближенной спирали. Каждый цветок состоит из шести листочков околоцветника, шести тычинок и гинецея, формирующегося преимущественно тремя плодолистиками; встречаются случаи, когда гинецей состоит из четырех плодолистиков (рис. 4, *А*). Формула цветка — $P_{3+3}A_{3+3}G_{(\underline{3-4})}$.

Околоцветник состоит из листочков, представляющих собой тонкие пластинки, которые в верхней части утолщены и сгибаются так, что принимают форму слабо выраженного свода. В углублении этого свода находятся тычинки, полностью закрытые околоцветником. Эпидерму околоцветника составляет один слой сравнительно небольших, тонкостенных плотно сомкнутых клеток с тонкой слегка волнистой кутикулой. Мезофилл гомогенный, состоит из мелких, тонкостенных клеток. На абаксиальной стороне околоцветника встречаются устьица парацитного типа.

Характерной чертой строения околоцветника *S. blandum* является образование большого количества кристаллов щавелевокислого кальция только в виде друз. Полное отсутствие рафид в паренхиме околоцветника отличает его от описанных выше видов.

Тычинки также располагаются в два круга. Вначале они имеют короткую, мясистую тычиночную нить, которая после оплодотворения семяпочек сильно удлиняется. Паренхимная ткань тычиночной нити гомогенная, в ней полностью отсутствуют дубильные вещества и кристаллы щавелевокислого кальция. Пыльники имеют хорошо развитый фиброзный слой.

Гинецей паракарпный с синкарпными зонами в верхней и нижней его частях. Он формируется тремя плодолистиками, но нередко встречаются случаи, когда цветок имеет четырехплодолистиковую завязь. Последняя яйцевидной формы и вследствие плотного расположения цветков на початке слегка сдавленная. Столбик конусовидный, сильно удлиненный, верхушка его заканчивается трех-четырехлопастным рыльцем (рис. 4, *Б*). Рыльце густо покрыто длинными железистыми волосками, содержащими густую цитоплазму и крупные ядра. Клетки, расположенные под эпидермой рыльца, также богаты цитоплазмой. Ткань столбика состоит из мелких тонкостенных клеток, среди которых встречаются сильно вытянутые идиобласты с рафидами. Наблюдается также и обильное образование друз (рис. 4, *В*). Эпидерма столбика однослойная, ее клетки плотно сомкнуты, кутикула складчатая. Иногда в наружной эпидерме столбика встречаются погруженные устьица. Их формирование происходит, очевидно, потому, что столбик не прикрыт околоцветником и находится в более сухих условиях, чем столбик описанных выше видов. Образование погруженных устьиц на столбике свидетельствует о наличии ксероморфных признаков у этого вида. Клетки стенки завязи отличаются от клеток столбика меньшим количеством образующихся в них кристаллов щавелевокислого кальция (рис. 4, *Г*).

Семяпочка анатропная, крассинуцеллятная, с двумя интегументами. Микропиле формируется наружным интегументом, который опережает в своем развитии внутренний и полностью покрывает его. В гнезде завязи развивается 6—8 семяпочек, располагающихся на довольно сильно выступающей плаценте. Плацентация париетальная (рис. 4, *Д*).

В отличие от описанных выше видов у *S. blandum* фуникулярный и плодолистиковый обтураторы отсутствуют. Полость завязи заполнена слизью, которая выделяется железистыми образованиями столбика, рыльца и плацентарного обтуратора.

Заключение

Общими признаками в строении и развитии цветка в соцветии видов *Anthurium lindenianum*, *Lasia spinosa*, *Spathiphyllum blandum* являются паренхиматизация всех частей цветка, отсутствие механических тканей и слабое развитие проводящей системы; наличие паракарпной завязи, париетальной плацентации, анатропной, двупокровной, крассинуцеллятной семяпочки, коллатеральных проводящих пучков, парацитных с некоторым проявлением энциклоцитности устьиц; протерогиния и перекрестное опыление.

Выявленные особенности строения гинецея этих видов указывают на то, что железистые ткани рыльца, канала столбика и морфологически различных типов обтураторов составляют единую структурную и функциональную систему, способствующую прорастанию пыльцевой трубки в зародышевый мешок, оплодотворению и развитию семяпочки.

Накопление в полости завязи бесцветной слизи, содержащей белки, танины и сахара и образующейся в результате жизнедеятельности всей системы железистых тканей, свидетельствует о ее биологическом значении для развития семяпочки, ее питания, а также для предохранения семян от высыхания.

Обильное образование в паренхиме всех частей цветка кристаллов щавелевокислого кальция (друз, рафид) и танинов и уменьшение их количества в процессе жизни цветка свидетельствуют о том, что они в одном случае вовлекаются в обмен веществ в процессе роста и развития генеративных органов, в другом являются отбросом.

Кроме общих черт строения, каждый вид имеет и специфические признаки, которые могут иметь значение для таксономии. Для *Anthurium lindenianum* характерно наличие трех морфологически различных типов обтураторов (плодолистиковый, плацентарный и фуникулярный), паракарпного, двухплодолистикового гинецея с синкарпными зонами в верхней и нижней его частях; развитие одной анатропной семяпочки с длинным фуникулюсом; образование кристаллов оксалата кальция, танинов и бесцветной слизи в паренхиме всех частей цветка.

Lasia spinosa присущи формирование двух обтураторов (плодолистикового и фуникулярного), отсутствие плацентарного типа обтуратора; образование железистых выростов (железок) — осмофоров, содержащих летучие вещества с тонким и нежным ароматом; наличие паракарпного гинецея, формирующегося двумя плодолистиками, одной анатропной семяпочки с коротким фуникулюсом.

Spathiphyllum blandum в отличие от других видов характеризуется наличием конусовидного, удлиненного, сильно выступающего из околоцветника столбика с трех-четырехлопастным густо опушенным рыльцем, формированием только плацентарного типа обтуратора (плодолистиковый и фуникулярный отсутствуют). Гинецей паракарпный, формируется тремя-четырьмя плодолистиками. В его верхней и нижней частях имеются синкарпные зоны с трех-четырехгнездной завязью. В каждом гнезде развиваются по две семяпочки.

Выявленные для каждого вида признаки являются устойчивыми и могут быть использованы для решения вопросов морфологии и систематики этого спорного в филогенетическом плане семейства.

Выражаю глубокую благодарность М. И. Савченко за ценные советы и указания при выполнении настоящей работы.

ЛИТЕРАТУРА

Аксенов Е. С. (1967). Новый метод окрашивания растительных тканей для приготовления постоянных анатомических препаратов. Научн. докл. высш. школы, 11. — Александров В. Г., М. К. Приходько. (1924). Накопление и расходование оксалата кальция в растениях. Ж. Русск. бот. общ., 7. — Кожевников Д. А. (1878). К истории развития цветка в сем. *Araceae*. — Маня Е. Н. (1971). Сравнительное морфологическое и анатомическое исследование соцветия некото-

рых ароидных в связи с их филогенией. Тез. докл. 4-го совещ. по филогении растений. — Первухина Н. В. (1962). Об одной интересной особенности завязи трохо-дендрона. Бот. ж., 47, 7. — Поддубная-Арнольди В. А. (1976). Цитоэмбриология покрытосеменных растений. — Прозина М. Н. (1960). Ботаническая микротехника. — Савченко М. И. (1973). Морфология семяпочки покрытосеменных растений. — Савченко М. И., Г. А. Комар. (1962). Образование и роль кристаллов оксалата кальция в растительной клетке. Тр. БИН АН СССР, VII, 5. — Савченко М. И., Г. А. Комар. (1965). Морфология семяпочки однодольных. В кн.: Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений. М.—Л. — Савченко М. И., Е. Н. Маня. (1970). Сравнительно-анатомическое изучение покрывала и оси соцветия некоторых ароидных (*Araceae*). Бот. ж., 55, 3. — Эсау К. (1969). Анатомия растений. — Baillon H. (1895). Histoire des Plantes, 13, 137. — Behrens I. (1875). Untersuchungen über den anatomischen Bau des Griffels und der Narbe einiger Pflanzenarten. J. Dissertation zur Erlangung der philosophischen Doktorwürde. Göttingen. — Buell M. (1935). Seed and seedling of *Acorus calamus*. Bot. Gaz. 27. — Campbell D. (1900). Studies on the *Araceae*. Ann. Bot., XIV. — Capus J. (1878). Anatomie du tissu conducteur. Ann. Sc. Nat. Bot., ser. 7, 8. — Engler A. (1879). *Araceae* De Candolle. Monographie Phanerogamarum, 11. — Engler A. (1905). *Araceae — Pothoideae*. Das Pflanzenreich, Hf. 21 (IV—23C). — Engler A. (1911). *Araceae—Lasioideae*. Das Pflanzenreich, Hf. 48 (IV—23 C). — Engler A., K. Prantl. (1889). Das natürliche Pflanzenreich, Hf. 71 (IV—23 E). — Eyde R. H., D. H. Nicolson, A. Scherwin. (1967). A survey of floral anatomy in *Araceae*. Amer. J. Bot., 54, 4. — Goebel K. (1931). Araceen. Blutenbildung und Sprossgestaltung (Anthocladien und Infloreszenzen). Jena. — Gueguen F. (1901—1902). Anatomie comparée du tissu conducteur des style et du stigmate phanerogames. J. Bot., 15, 16. — Hubbard H. G. (1895). Insect fertilisation of on aroid plant. Insect Life, 7. — Krause K., A. Engler. (1908). *Araceae — Monsteroideae*. Das Pflanzenreich, Hf. 37 (IV—23 B). — Maire R. (1957). Flore de l'Afrique du Nord, IV. — Parlatore P. (1852). Flora Italiana, 11. — Schweiger I. (1905). Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung der Euphorbiaceen. Flora oder Allgemeine. Bot. Zeit., 94. — Van-Tieghem Ph. (1866). Structure des Aroidées. Ann. Sc. Nat., bot., ser., 5, 6.

Ботанический сад АН МССР,
Кишинев.

Получено 6 I 1976.

SUMMARY

The anatomical and morphological structure of the flower and its parts in three *Araceae* species (*Anthurium lindenianum* C. Koch et August, *Lasia spinosa* (L.) Thw., *Spathiphyllum blandum* Schott), which are the representatives of the group of *Araceae* with bisexual flowers and perianths, has been studied. As the result of the study the conclusion was made that the parenchymatization of all flower parts, absolute absence of mechanical layers, formation of large amounts of slime in the ovary cavity, as well as the presence of obturators of different morphological types, are characteristic of *Araceae*.

УДК 581.9 : 576.1 : 582.491

И. Ф. Мусаев

О ГЕОГРАФИИ И ФИЛОГЕНИИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА ЭФЕДРА

I. F. MUSSAYEV. ON GEOGRAPHY AND PHYLOGENY OF SOME REPRESENTATIVES OF THE GENUS *EPHEDRA* L.

Охарактеризованы ареалы 67 известных видов эфедры, 40 из которых встречаются в Средиземноморской и Центральноазиатской флористических областях, 14 — в Северной Америке, 13 — в Южной Америке. 44 вида имеют отчетливые самостоятельные ареалы, остальные, не обладающие четкой географической определенностью, либо недостаточно обоснованно выделены, либо представляют подвиды или экологические формы соответствующих видов. Рассматривается видовая насыщенность ареала рода. Исходные представители рода, вероятно, возникли на предгорно-низкогорных участках литорали Средиземноморья в конце триаса или в юре, имея первичный центр в районе от Балкан до Ирана. Подавляющее число современных видов эфедры приурочено к горным территориям. Исходными секциями рода, очевидно, являются *Scandentes*, *Asarca* и *Alatae*, секции *Ephedra* и *Monospermae* произошли от *Scandentes*. Приведены карты ареалов и схемы филогенетических связей видов по секциям, а также общая филогенетическая схема рода.

Род эфедра по разным причинам привлекал усиленное внимание исследователей. Ему посвящена обширная литература: он подвергался морфолого-анатомическому, цитоэмбриологическому, эколого-биологическому, биохимическому, фармакологическому, хозяйственно-ресурсоведческому изучению. Меньше всего изучена география эфедры. Известны лишь карты ареалов нескольких видов (Мусаев, 1969; Пахомова, 1971). Карты точечно-контурных ареалов видов эфедры имеют важное прикладное, ресурсоведческое значение; кроме того, без знания их вообще немыслимо выявить географические связи и филогенетические взаимоотношения представителей рода. Ареаграфия способствует уточнению истинности, выявлению географической определенности известных к настоящему времени видов рода, установлению центров возникновения и видового богатства эфедры. Обсуждению этих вопросов и посвящена настоящая статья.

Для составления карт ареалов мы опирались на характеристики таксонов, установленные по морфологическим признакам различными систематиками, ибо после обработки О. Штапфа, произведенной почти 100 лет назад (Stapf, 1889), род эфедра в целом никем не монографировался. По Средней и Центральной Азии нами принята обработка М. Г. Пахомовой (1968, 1969, 1971), по Северной Америке — Г. Кутлера (Cutler, 1939), Южной Америке — Ж. Унцикера (Hunziker, 1949), Западной Европе — Ф. Маркграфа (Markgraf, 1926, 1964), Передней Азии — Г. Ридла (Riedl, 1962, 1969), Восточной Азии — Р. Флорина (Florin, 1933), Северной Африке — Р. Маре (Maire, 1935, 1952).

По данным названных авторов в настоящее время на земном шаре известно 67 видов эфедры, а внутри некоторых из них — 9 подвидов и разновидностей. Указываются также 25 межвидовых промежуточных форм гибридного характера. Из 67 видов 40 встречаются в Старом Свете, 27 — в Новом (14 — в Северной Америке, 13 — в Южной). Многие виды

обладают большим числом синонимов. Например, следующие 9 видов имеют 49 синонимов: *E. distachya* и *E. intermedia* — по 9, *E. foliata* — 7, *E. fragilis* — 6, *E. major*, *E. procera* и *E. regeliana* — по 4, *E. andina* и *E. lomatolepis* — по 3. При этом многие из названных выше видов обладают высокой пластичностью и образуют экологические или гибридные формы. В целом в роде отмечено около 90 синонимов.

Действительно ли все известные виды эфедры являются истинными с точки зрения их географической определенности? При решении этого вопроса надо иметь в виду, что эфедра — это сложный политипный род, состоящий из отдельных групп, или «кустов», чрезвычайно близких друг к другу видов, сосредоточенных в отдельных районах Старого и Нового Света, причем описавшие эти отдельные группы видов систематики не придерживались единых принципов, что еще больше затрудняет установление дискретности видов. В отдельных «кустах» виды морфологически отличаются очень слабо, и по описаниям систематиков ни один из них не обладает специфическим признаком, отсутствующим у других близких видов. Это отчасти, вероятно, связано с заметной однотипностью местообитаний видов эфедры, и не только морфологически близких друг к другу. Толерантность эфедры не столь широка, как кажется на первый взгляд. По внешнему облику все ее виды выглядят ксерофитами, обладающими медленным ростом и требующими много света. В каких бы географических районах земного шара виды эфедры ни встречались, они, как правило, растут на открытых сухих каменистых склонах гор и предгорий или реже в песчаных пустынях, не испытывая конкуренции со стороны других растений. Эти обстоятельства указывают на древность и консервативность рода, который в целом обладает весьма устойчивыми морфологическими признаками, очень слабо подвергающимися адаптивной радиации.

Род *Ephedra* L. подразделяется (Stapf, 1889; Сосков, 1968; Пахомова, 1969) на 5 секций: 1) *Scandentes* (Stapf) Pachom. (11 видов), 2) *Ephedra* (30 видов), 3) *Monospermae* Pachom. (15 видов), 4) *Asarca* Stapf (3 вида), 5) *Alatae* Stapf (8 видов). Секция *Scandentes* является исключительно средиземноморской, а олиготипная секция *Asarca* — североамериканской. Каждая секция из 3 остальных разделена на 2 подсекции в соответствии с их распространением в Старом (типовые подсекции) или Новом Свете.

Сравнительную характеристику ареалов видов по секциям и подсекциям мы производим, пользуясь преимущественно картами контурных ареалов, составленных с учетом точечного отображения местонахождений растений. В целом методические принципы работы основаны на указаниях А. И. Толмачева (1974, с. 28—34), отчасти же разработаны нами (Мусаев, 1966, 1968, 1978).

Для составления карт ареалов использованы гербарные материалы Ботанического института АН СССР (Ленинград), Московского и Ташкентского университетов, Институтов ботаники Алма-Аты, Ашхабада, Душанбе, Ташкента, Фрунзе, Баку, Тбилиси, Еревана. Всего нами просмотрено свыше 8000 гербарных экземпляров, представляющих виды преимущественно Старого Света и в меньшей степени — Нового Света. При необходимости (в основном для зарубежных территорий) использовались также и литературные данные (Florin, 1933; Riedl, 1962, 1969; Coode, Cullen, 1965; Пахомова, 1971; Atlas Florae Europaeae, 1973).

Географо-генетические связи представителей рода эфедра

Секция *Scandentes* (Stapf) Pachom. К секции относятся крупные кустарники с лазящими и стелющимися ветвями до 5 м длины, с развитыми узкими нитевидными листьями до 20—30 мм длины. Микропилярная трубочка семязачатков прямая. Мегастробилы содержат 1—2 (3) семени и при созревании становятся мясистыми, сочными. Типовой вид: *E. fragilis* Desf.

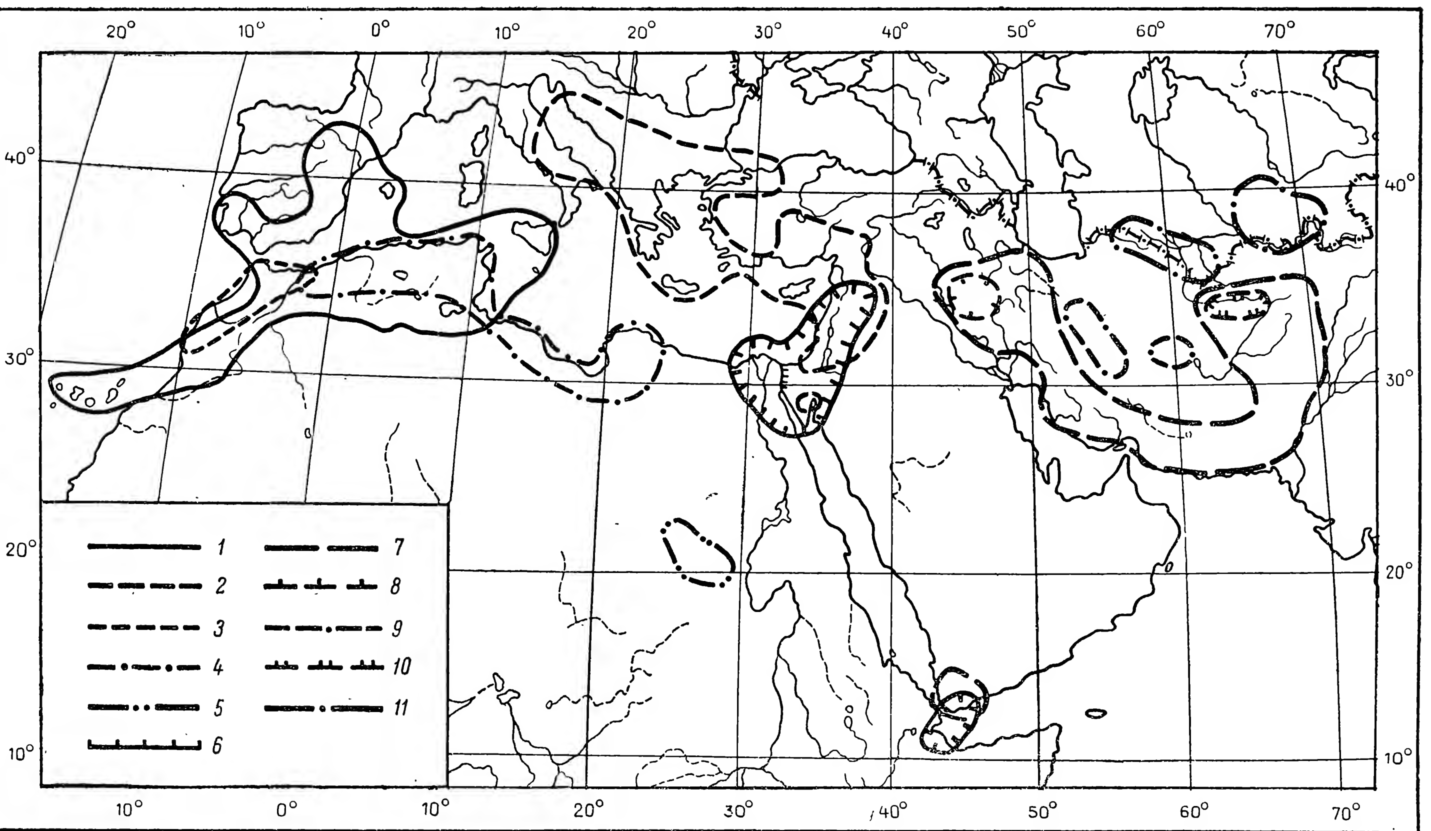


Рис. 1. Ареалы видов секции *Scandentes* (Stapf) Pachom.

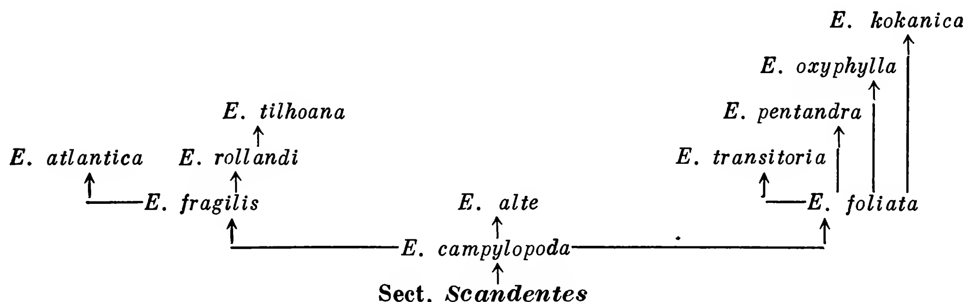
1 — *E. fragilis* Desf., *2* — *E. campylopoda* C. A. Mey., *3* — *E. atlantica* Andreansky, *4* — *E. rollandi* Maire, *5* — *E. tilhoana* Maire, *6* — *E. alte* C. A. Mey., *7* — *E. foliata* Boiss. ex C. A. Mey., *8* — *E. transitoria* Riedl, *9* — *E. pentandra* Pachom., *10* — *E. oxyphylla* Riedl, *11* — *E. kokanica* Regel.

Секция включает 11 видов, характерных исключительно для Средиземноморской флористической области (рис. 1).

Представители секции, как правило, имеют обособленные ареалы. Так, если *E. fragilis* распространена на западе Средиземноморской области (рис. 1, *1*), то относительно близкий к ней вид *E. campylopoda* занимает территории к востоку от средиземноморского бассейна (рис. 1, *2*). Ареал *E. foliata* имеет еще более восточное расположение, охватывая континентальную гористую часть Ирана и Афганистана (рис. 1, *7*); две части дизъюнктивного ареала *E. kokanica* занимают крайнее северо-восточное положение внутри секции, охватывая Копетдаг и западную часть Памиро-Алая (рис. 1, *11*). Что касается остальных видов, имеющих относительно локальное расположение, то их ареалы или перекрываются (целиком или частично) ареалами названных выше 3 узловых видов секции (узловой вид, на наш взгляд, — это вид, обладающий довольно обширным ареалом и служащий нередко исходным в («кусте») близкородственных видов, являющихся относительно молодыми и имеющих узколокальные ареалы), или располагаются вблизи них (рис. 1, *3*, *4*, *6*, *8—10*). Лишь узколокальный ареал *E. tilhoana* — вида, близкого к *E. rollandi*, занимает отдаленное южное положение в горах Тибести (рис. 1, *5*).

Как видно из анализа рис. 1, широко распространенные узловые виды секции в настоящее время не имеют между собой географических связей. Некоторые из них обладают дизъюнктивными ареалами (*E. alte*, *E. foliata*, *E. kokanica*). Эти особенности указывают на древность большинства видов секции. Относительно примитивный для эфедры морфологический признак — наличие достаточно хорошо развитых длинных листьев (15—30 мм длины) — ставит представителей секции *Scandentes* на одно из исходных мест внутри рода. Виды секции являются диплоидами: 2n=14 (Darlington, Wylie, 1955).

Схема вероятных филогенетических связей между видами секции показана ниже.



Исходное положение в секции занимает *E. campylopoda*, менее ксероморфная, чем остальные виды. Ее побеги более гибкие, лазящие, прочные в узлах (не отламываются так легко, как у *E. fragilis*). Близкий к ней вид *E. fragilis* обосновался к западу от *E. campylopoda*, а другой узловой вид секции — *E. foliata* — к востоку, занимая более засушливые открытые местообитания по сравнению с *E. campylopoda* (см. рис. 1).

Секция *Ephedra* содержит виды, у которых мегастробилы при созревании также становятся сочными, мясистыми. Листья редуцированные, 2—4 (реже 6—8) мм длины. Мегастробилы в большинстве двусемянные (реже одно- или трехсемянные на одном и том же растении). Их чешуи имеют узкий перепончатый край, иногда едва заметный. Самая крупная секция рода, охватывающая 30 видов Старого и Нового Света. Типовой вид: *E. distachya* L. (Пахомова, 1967). Секция разделена на 2 подсекции: *Ephedra* и *Americanae* Muss.

Типовая подсекция *Ephedra* охватывает 11 видов Старого Света, широко распространенных в Евразии на местообитаниях различного высотного уровня. Ветви более толстые, перепончатый край чешуй мегастробилов более заметный, чем у видов подсекции *Americanae* (рис. 2).

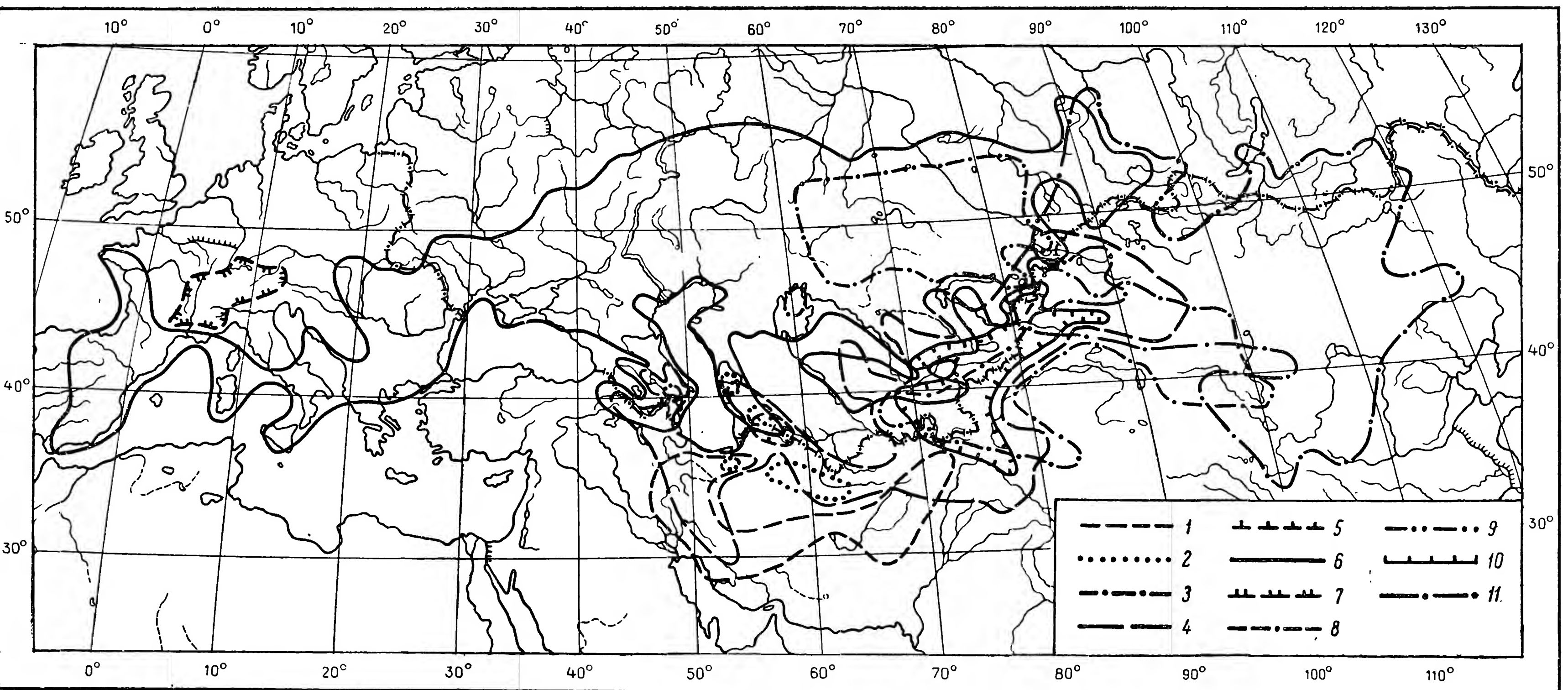


Рис. 2. Ареалы видов подсекции *Ephedra* секции *Ephedra*.

1 — *E. pachyclada* Boiss., 2 — *E. sarcocarpa* Aitch. et Hemsley, 3 — *E. glauca* Regel, 4 — *E. intermedia* Schrenk ex C. A. Mey., 5 — *E. vvedenskyi* Pachom., 6 — *E. distachya* L., 7 — *E. helvetica* C. A. Mey., 8 — *E. pseudodistachya* Pachom., 9 — *E. aurantiaca* Takht. et Pachom., 10 — *E. regeliana* Florin, 11 — *E. sinica* Stapf.

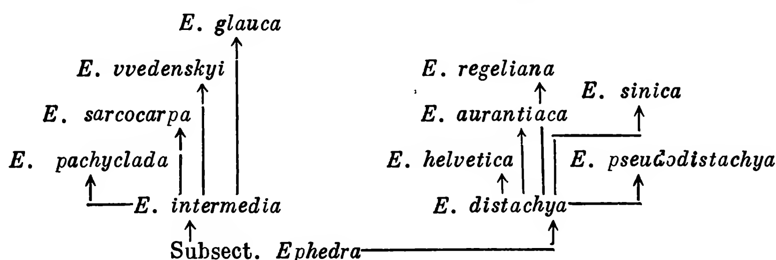
Ареалы видов подсекции занимают обширное пространство от восточной Испании и западной Африки до Забайкалья, Большого Хингана и Ордоса (в Азии). Виды подсекции в настоящее время имеют между собой более тесный географический контакт по сравнению с видами секции *Scandentes*. Ареалы большинства узловых видов обширные, целостные, компактные. Так, большое пространство от западных пределов подсекции до Зауралья практически занято ареалом одного вида — *E. distachya* (рис. 2, *6*). Лишь в Альпах распространен близкий к нему вид *E. helvetica* (рис. 2, *7*). Ареал *E. distachya* идет и далее на восток от Уральских гор вплоть до верховьев Енисея и Зайсанской котловины. В пределах Казахского мелкосопочника сосредоточен ареал и другого близкого к ней вида — *E. pseudodistachya* (рис. 2, *8*). Последний отличается от *E. distachya* лишь темно- или черно-коричневой окраской нижней части влагалищ листьев (Пахомова, 1968).

К востоку от *E. distachya* распространена *E. sinica* (рис. 2, *11*). Ареалы этих двух видов налегают лишь в приграничных районах. *E. sinica* почти одна занимает значительную территорию Монголии и Китая, кое-где на западе и юго-западе смыкаясь с ареалами других видов подсекции.

Значительное число видов подсекции распространено в Иране (в широком смысле) и в среднеазийских горах, нередко имея перекрывающие друг друга ареалы. Здесь широкоареальным узловым видом является *E. intermedia* (рис. 2, *4*; 3). Он встречается на пространстве от Закавказья и Ирана до Тянь-Шаня (на территории КНР), произрастая преимущественно в предгорьях и нижнем горном поясе. К более высоким поясам Памиро-Алая и Тянь-Шаня приурочены *E. regeliana* и *E. glauca*. Остальные виды как производные от узловых имеют ограниченное распространение и занимают отдельные районы в южной части общего ареала видов подсекции (рис. 2, *1*, *2*, *5*, *9*).

Морфологические особенности видов подсекции (например, редуцированные почти до влагалищ, короткие, до 2—4 мм длины листья) и наличие между видами более тесных географических контактов в настоящее время позволяют предположить, что подсекция *Ephedra* является относительно молодой и произошла от секции *Scandentes*. Представители секции *Ephedra* (включая и американскую подсекцию) в ходе эволюции приспособились к относительно суровым условиям равнин и гор, где климат континентальный, местообитания открытые, субстраты щебнисто-каменистые. Исходные виды секции (например, *E. distachya* и *E. intermedia*) являются уже тетраплоидами в отличие от диплоидов секции *Scandentes*. Здесь 2n=28 (Darlington, Wylie, 1955).

Филогенетические связи видов подсекции *Ephedra* показаны на схеме.



Исходное положение внутри подсекции занимают *E. intermedia* и *E. distachya*. Первый вид характеризуется сравнительно высоким ростом (до 80—100 см высоты) и жесткими прямыми побегами; от него произошли 4 молодых вида, имеющих локальные ареалы и морфологически близких друг к другу. *E. distachya* имеет невысокий рост (обычно до 30 см высоты) и изогнутые на концах веточки; она послужила исходным видом для группы из 5 молодых видов.

Подсекция Americanae Muss., subsect. n. Frutices dioici, 25—125 cm alti, erecti vel interdum prostrati ascendentes. Strobili feminei bracteae irregulariter membranaceo-marginatae. Species *Americanae*.

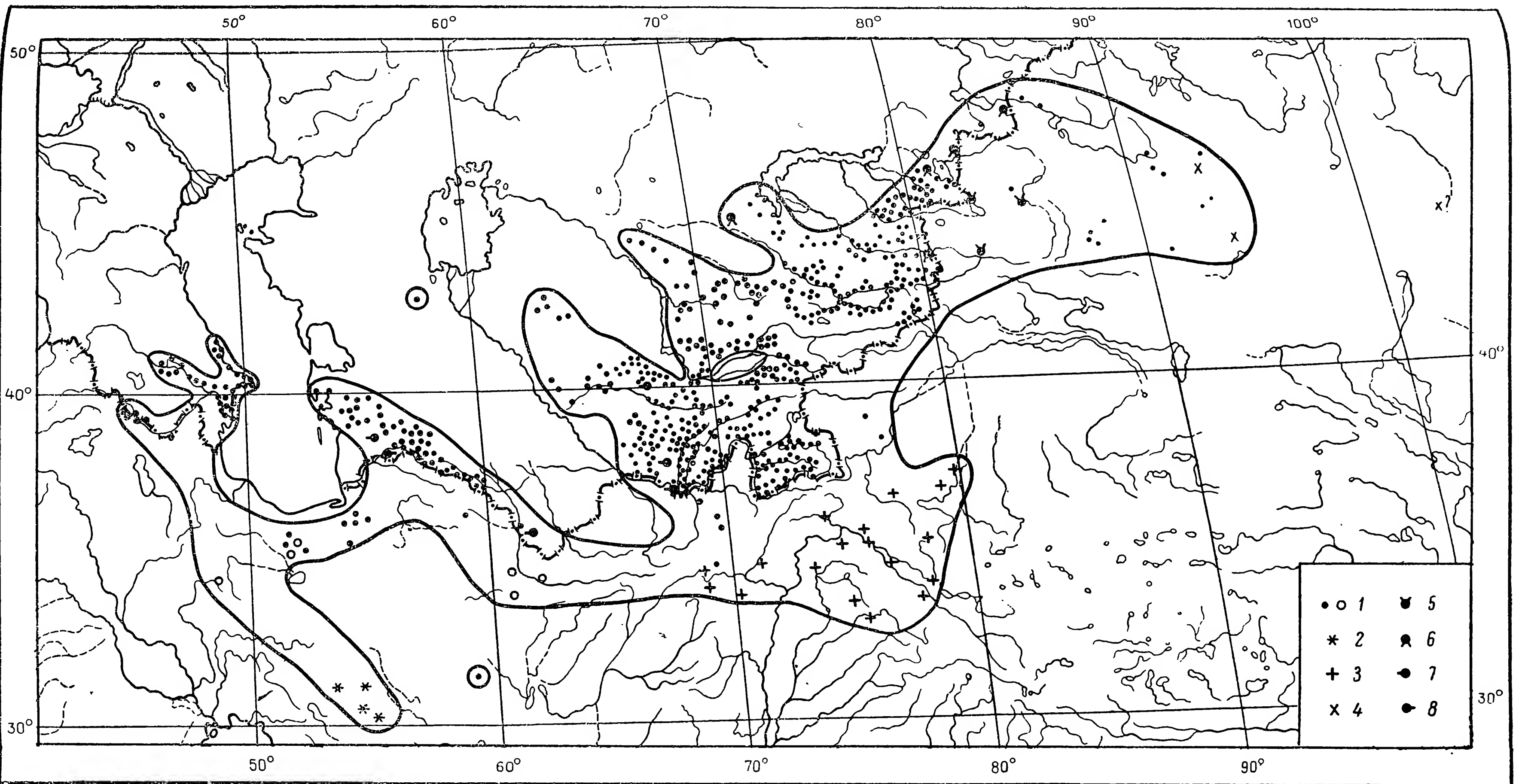


Рис. 3. Ареал *E. intermedia* Schrenk ex C. A. Mey. и ее производных.

1 — *E. intermedia* Schrenk ex C. A. Mey., *2* — *E. intermedia* var. *persica* Stapf, *3* — *E. intermedia* var. *tibetica* Stapf, *4* — *E. intermedia* × *E. sinica*, *5* — *E. intermedia* × *E. glauca*, *6* — *E. intermedia* × *E. pseudodistachya*, *7* — *E. intermedia* × *E. strobilacea*, *8* — *E. intermedia* × *E. vvedenskyi*.

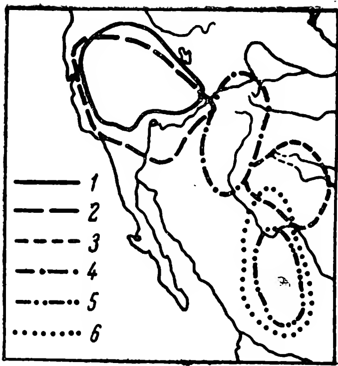


Рис. 4. Ареалы видов подсекции *Americanae* Muss. секции *Ephedra* в Северной Америке.

1 — *E. nevadensis* S. Watson, 2 — *E. viridis* Coville, 3 — *E. coryi* Reed, 4 — *E. cutleri* Peebles, 5 — *E. compacta* Rose, 6 — *E. pedunculata* Engelm. ex S. Watson.

Typus: *E. americana* Humb. et Bonpl. ex Willd.

Объединяет 19 видов Нового Света, из которых 6 встречаются в Северной Америке и 13 — в Южной Америке. Это кустарники 25—125 см высоты, прямостоячие или иногда стелющиеся и слегка приподнимающиеся. Мегастробилы расположены на ножках; их чешуи имеют очень узкий перепончатый край, неравномерно развитый. Типовой вид: *E. americana* Humb. et Bonpl. ex Willd.

К подсекции относятся следующие виды: североамериканские — *E. nevadensis* S. Watson, *E. viridis* Coville, *E. coryi* Reed, *E. cutleri* Peebles, *E. compacta* Rose, *E. pedunculata* Engelm. ex S. Watson; южноамериканские — *E. gracilis* Kiene, *E. andina* Poeppig ex C. A. Mey., *E. frustillata* Miers, *E. americana* Humb. et Bonpl. ex Willd., *E. rupestris* Benth. ex Volkens, *E. ochreata* Miers, *E. breana* R. A. Philippi, *E. triandra* Tul. emend. J. H. Hunziker, *E. tweediana* Fischer ex C. M. Mey. emend J. H. Hunziker, *E. dumosa* Miers, *E. chilensis* Presl, *E. haenkeana* Tocl, *E. multiflora* R. A. Philippi ex Stapf.

Можно предположить, что исходные виды подсекции вначале заселили Северную Америку, затем их производные по предгорьям и горным склонам продвинулись в Южную Америку, достигнув южного конца Патагонии. Это предположение подтверждается тем, что в Северной Америке обитают виды разных секций эфедры (4 секций из 5), а в Южную Америку успели проникнуть виды только одной подсекции.

Из 6 видов подсекции, характерных для Северной Америки, исходным может быть *E. nevadensis*, встречающаяся на юго-западе (рис. 4, *1*) в штатах Невада, Юта, Калифорния, Орегон и частично Аризона. Отсюда, видимо, происходило дальнейшее расселение подсекции на юго-восток и юг с образованием 4 производных видов (рис. 4, *2—5*). Их узколокальные ареалы соприкасаются или частично налегают друг на друга (у каждой пары близких видов). Вид *E. pedunculata* имеет несколько обособленный от *E. nevadensis* ареал, и он также произошел, очевидно, непосредственно от секции *Scandentes*. Это стелющийся и лазящий кустарник с побегами до 6—7 м длины.

13 видов подсекции, встречающиеся в Южной Америке, в целом занимают пространство в Андах от Эквадора (4° ю. ш.) до южного конца Патагонии (51° ю. ш.). Лишь 2 из них — *E. tweediana* и *E. ochreata* — в суровых условиях Патагонии достигают побережья Атлантики.

Южноамериканские виды составляют 2 ряда: небольшой ряд из 3 видов: *E. gracilis*, *E. andina*, *E. frustillata*, приуроченных к высоким Андам

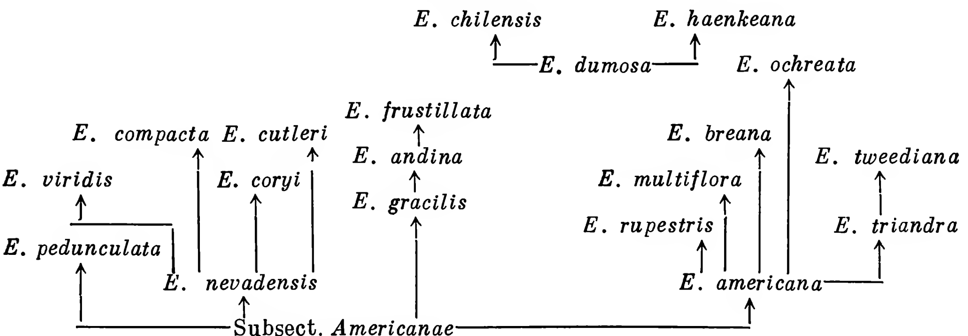
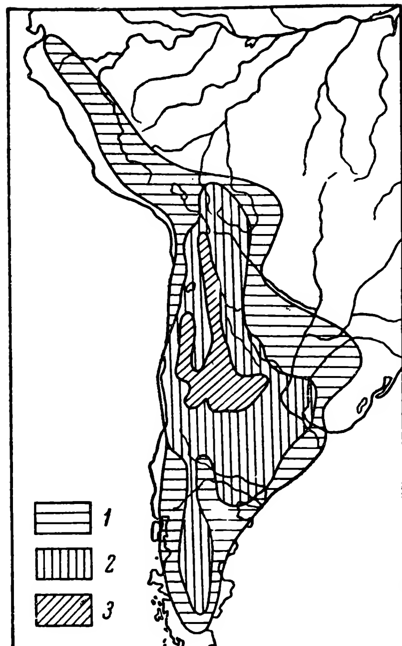


Рис. 5. Сводный ареал и видовая насыщенность подсекции *Americanae* Muss. секции *Ephedra* в Южной Америке.

1 — площадь с 1 видом, *2* — площадь с 2—3 видами *3* — центр с 4—5 видами.



по тихоокеанскому побережью, и ряд остальных 10 близкородственных видов; последние образуют «куст», где исходным видом следует считать *E. americana*, имеющий более северное распространение по сравнению с остальными. Он, очевидно, был прямым предком 6 видов, большая часть которых имеет узколокальные, перекрывающие друг друга ареалы в чилийских и аргентинских Андах (рис. 5). Приводим схему вероятных филогенетических связей между видами подсекции.

Виды подсекции *Americanae* по сравнению с евразийской подсекцией *Ephedra* более рослые, ветви и листья растений относительно более длинные. Повидимому, потомки секции *Scandentes* мигрировали в Северную Америку в ранний период формирования рода — в верхнем мелу или раннем палеогене (палеоцен). Виды подсекции *Americanae*, надо полагать, старше относительно молодых видов подсекции *Ephedra*. Большинство американских видов имеет диплоидный набор хромосом — 2n=14 (Hunziker, 1953; Darlington, Wylie, 1955). Относительно слабая пластичность и длительное сохранение примитивных признаков, а также сравнительно пышное развитие видов в Америке, по-видимому, связаны с менее выраженной суровостью и континентальностью климата Америки по сравнению с климатом континентальных областей Евразии. Может быть, сказывается и влияние более благоприятного и равномерного режима осадков.

Секция *Monospermae* Pachom. отличается от секции *Ephedra* содержанием в большей части мегастробилов по одному семени. Секция довольно крупная и состоит из 15 видов. Она разделена на 2 подсекции: *Monospermae* (типовая) и *Antisyphiliticae* Muss. Типовая подсекция содержит 13 видов Старого Света, а *Antisyphiliticae* — 2 вида Северной Америки.

К подсекции Monospermae относятся среднего роста или низкие кустарники. Типовой вид: *E. monosperma* J. G. Gmel. ex C. A. Mey (рис. 6).

Представители подсекции занимают огромное пространство в Евразии и северо-западной Африке, протянувшееся в долготном направлении от Канарских островов (17° з. д.) до северного побережья Желтого моря (берега Ляодунского залива), бассейна р. Аргунь, верховьев и среднего течения р. Лены, бассейнов Яны и Индигирки (120—145° в. д.). В Европе, Иране, Средней и Центральной Азии ареалы видов подсекции на значительном протяжении совпадают с ареалами видов подсекции *Ephedra*. Однако в целом ареал данной подсекции менее компактный и имеет очень сложные очертания. Для некоторых широкоареальных узловых видов характерна дизъюнкция ареала (например, *E. equisetina*, *E. procera*, *E. fedtschenkoae*, *E. botschantzevii*). Другие виды будучи эндемами юга Центральной Азии обладают узколокальным распространением (например, *E. rhytidosperma*, *E. minuta*, *E. likiangensis*).

Исходным видом подсекции, на наш взгляд, следует считать *E. procera*, возникший в предгорьях или в нижнем поясе гор на территории где-то между Балканами и северным Ираном (рис. 6, *3*). К западу от него распространился *E. major* (рис. 6, *1*), характерный для Западного Средизем-

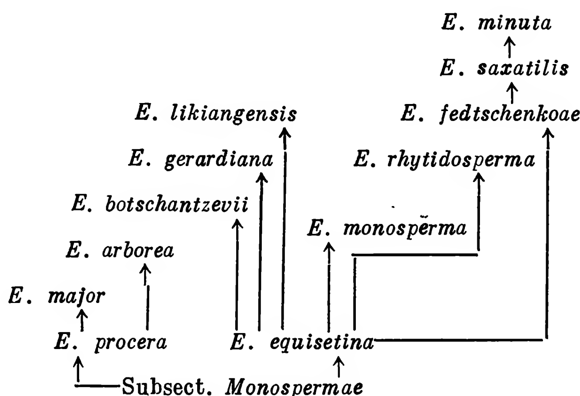
номорья. На Балканах и в Малой Азии их ареалы перекрываются. Морфологически виды очень близки. *E. major* отличается от *E. procera* шероховатостью веточек и почти сидячими мегастробилами яйцевидно-овальной формы. У *E. procera* веточки гладкие, мегастробилы имеют короткие ножки и овальную форму.

К востоку от *E. procera* распространился широкоареальный узловой вид *E. equisetina*, приспособившийся к существованию в более континентальном и аридном климате и на местообитаниях преимущественно среднего горного пояса (рис. 6, *4*). *E. equisetina* является исходным видом целого «куста», состоящего из 6 видов (рис. 6, *5*, *7—9*, *12*). Они поднялись высоко в горы в Средней и Центральной Азии и по горным склонам далеко продвинулись на восток в Восточной Сибири и Центральной Азии. Несколько обособленное от *E. equisetina* положение имеют *E. saxatilis* и *E. minuta* (рис. 6, *10*, *11*), из которых первый вид, вероятно, образовался от *E. fedtschenkoae*, а второй — от *E. saxatilis*. Крайнее северо-восточное положение внутри подсекции занимает *E. monosperma* (рис. 6, *6*), которая в Восточной Сибири доходит до бассейнов Яны и Индигирки. Это крайние северо-восточные пределы всего рода эфедра.

По литературным данным (Darlington, Wylie, 1955), *E. procera* и *E. major* являются диплоидами (2n=14), а *E. gerardiana*, *E. saxatilis*, *E. likiangensis* — тетраплоидами (2n=28). Первые в общем распространении подсекции занимают более западное положение, а вторые — более восточное. Число хромосом *E. equisetina* неизвестно, можно предположить, что этот вид тоже является полиплоидом.

Таким образом, известные по литературе кариологические данные рассмотренных видов секций и подсекций эфедры подтверждают идею возникновения исходных представителей рода, являющихся диплоидами, в пределах Средиземноморской флористической области.

С учетом изложенной ареаграфической характеристики представляем схему вероятных филогенетических связей видов подсекции *Monospermae*.



Олиготипная североамериканская подсекция *Antisyphiliticae* Muss; subsect. n. Frutices mediocres vel humiles. Strobili feminei bracteae maturae carnosae, vix membranaceo-marginatae. Semina plerumque solitaria. Subsectio in America septentrionali distributa.

Typus: *E. antisyphilitica* Berland. ex C. A. Mey.

Подсекция включает среднего роста или приземистые кустарники. Чешуи зрелых мегастробилов мясистые, по краю едва заметно узкоперепончатые. Мегастробилы обычно односемянные. Типовой вид: *E. antisyphilitica* Berland. ex C. A. Mey. К подсекции относится еще один вид — *E. clokeyi* Cutler. Названные виды растут на юге Северной Америки, имеют обособленные друг от друга компактные ареалы и произошли, вероятно, от иммигрантных предков типа *E. major—E. procera*. Типовой вид подсекции, очевидно, образовался от *E. clokeyi*.

Трудно предположить, что предки подсекции проникли в Америку через Берингийскую сушу, ибо этим путем в Северную Америку могли

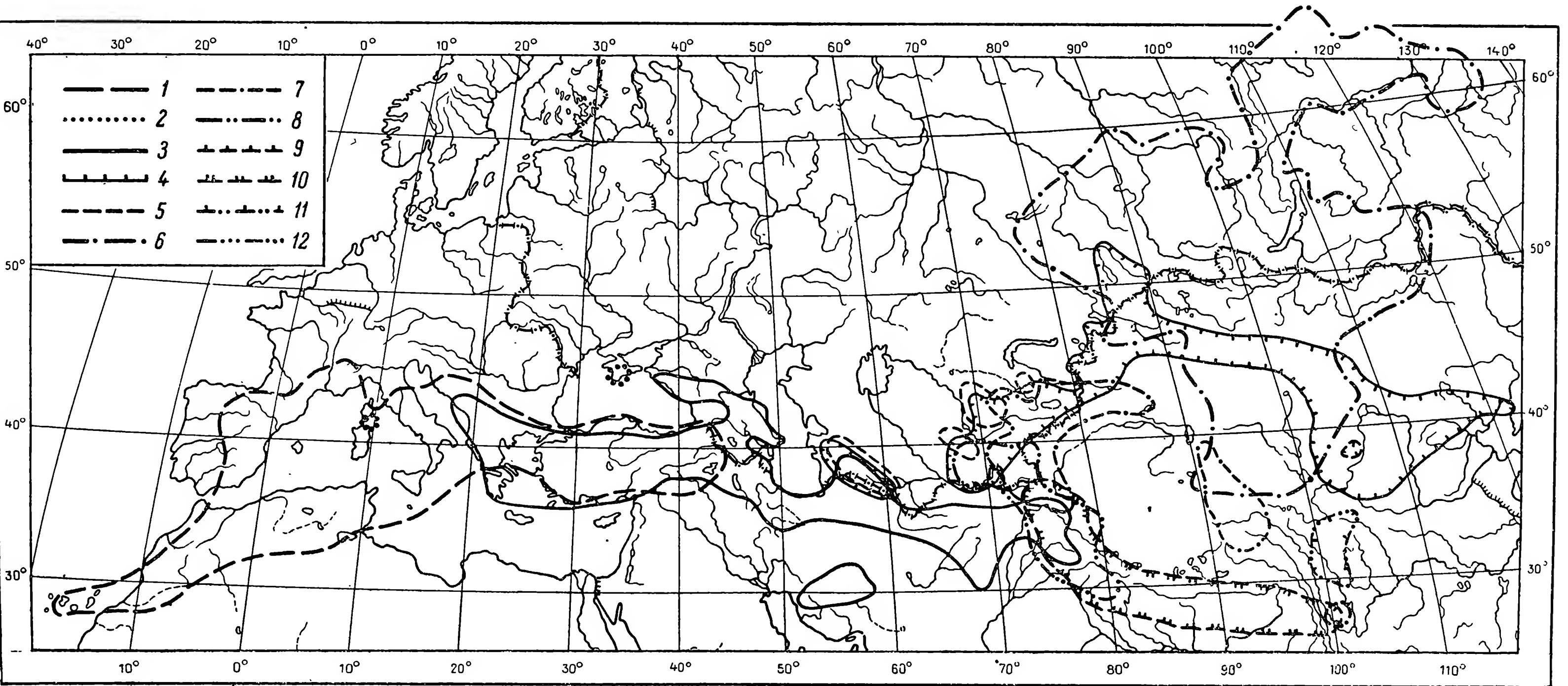


Рис. 6. Ареалы видов подсекции *Monospermae* секции *Monospermae* Pachom.

1 — *E. major* Host, *2* — *E. arborea* Lag., *3* — *E. procera* Fisch. et C. A. Mey., *4* — *E. equisetina* Bunge ex Lehm., *5* — *E. botschantzevii* Pachom., *6* — *E. monosperma* J. G. Gmel. ex C. A. Mey., *7* — *E. fedtschenkoae* Paulsen, *8* — *E. gerardiana* Wall. ex Stapf, *9* — *E. rhytidosperma* Pachom., *10* — *E. saxatilis* Royle ex Florin, *11* — *E. minuta* Florin, *12* — *E. likiangensis* Florin.

попасть лишь растения типа *E. monosperma*. Филогенетически данный вид не мог быть исходным для подсекции *Antisyphiliticae*, виды которой обладают более примитивными морфологическими признаками, чем *E. monosperma* (например, относительно более высокий рост кустов, большее число кругов чешуй на стробилах и прямая микропилярная трубочка). Кроме того, мы полагаем, что ареал *E. monosperma* и прежде не достигал восточных окраин Азии, ибо как молодой вид он еще продолжает свое продвижение с запада на восток.

Олиготипная **секция *Asarca* Stapf** содержит 3 вида, характерных исключительно для юго-запада Северной Америки. У них зрелые шишки сухие, чешуи твердоватые, плотные, по краям слабо перепончатокрылатые. Семена в стробилах одиночные, выставленные из чешуй, лишь у основания плотно или рыхло окруженные чешуями. Микропилярная трубочка семязачатка прямая. Типовой вид: *E. californica* S. Watson. Другие 2 вида: *E. aspera* Engelm. ex S. Watson и *E. fasciculata* A. Nelson. Ареалы всех трех видов в низовьях р. Колорадо соприкасаются и перекрываются. Исходным видом в группе следует считать, вероятно, *E. californica*, от которой произошли остальные 2 вида.

Предположение И. Т. Васильченко (1950) о том, что секции *Asarca* и *Alatae* близки и заслуживают объединения, на наш взгляд, мало убедительно. *Asarca* имеет в мегастробилах по одному семени, а *Alatae* — по 2—3, и выводить *Alatae* от *Asarca* невозможно не только по этой причине, но также и потому, что *Alatae* содержит виды, преимущественно распространенные в Старом Свете. И продвижение секции шло не из Америки в Евразию, а наоборот. Образование же секции *Asarca* из секции *Alatae*, исходя из резких отличий морфологических признаков, также исключается. Вероятнее всего, исходные формы секции *Asarca* переселились из Европы в Америку на ранней стадии формирования рода и образовали здесь современную группу видов.

Секция *Alatae* Stapf содержит виды, у которых зрелые мегастробилы сухие, двух-трехсемянные, чешуи со спинки твердые, частично или почти целиком перепончатые, края крупнокрылатые; чешуи свободные или слабо срастающиеся у основания. К секции относятся 8 видов Старого Света и Северной Америки, соответственно разделенных на 2 подсекции. Типовой вид: *E. alata* Decne.

Подсекция *Alatae* содержит 5 видов (рис. 7). У них чешуи зрелых мегастробилов снаружи утолщенно твердые. Типовой вид: *E. alata* Decne. Подсекция характерна для Старого Света. Из 5 ее видов 4 имеют смыкающиеся или частично налегающие ареалы, приуроченные к области резко выраженного континентального климата Евразии (рис. 7, *2—5*). Они охватывают южный Туран, восточный Иран и запад Центральной Азии — в пределах 51—110° в. д. Из них *E. strobilacea* имеет целостный компактный ареал в южном Туране и северном Иране. Для Прибалхашья характерна *E. lomatolepis*, а для Центральной Азии — *E. przevalskii*. Ареалы этих трех видов дизъюнктивные и имеют сложные очертания, сами виды достаточно близкородственны. Здесь четко прослеживается географическая замещаемость (викарность) близких видов: на западе встречается *E. strobilacea*, на северо-востоке ее замещает *E. lomatolepis*, а на востоке — *E. przevalskii*. Вид *E. holoptera* имеет узколокальный ареал в северо-восточном Иране, где он почти полностью перекрывается ареалом близкого вида — *E. strobilacea*. Обособленное положение в подсекции занимает *E. alata*, распространенный в Северной Африке. Этот вид подразделен на 2 подвида, имеющих свои отдельные, несоприкасающиеся ареалы (рис. 7, *1*).

В филогенетическом отношении внутри подсекции виды *E. alata*, *E. holoptera*, *E. strobilacea* получили, по-видимому, самостоятельное, независимое друг от друга развитие от исходных форм подсекции. Виды *E. lomatolepis*, *E. przevalskii* произошли, вероятно, от *E. strobilacea*. Следует отметить, что в настоящее время виды данной подсекции не имеют прямой морфологической близости и географических контактов с видами

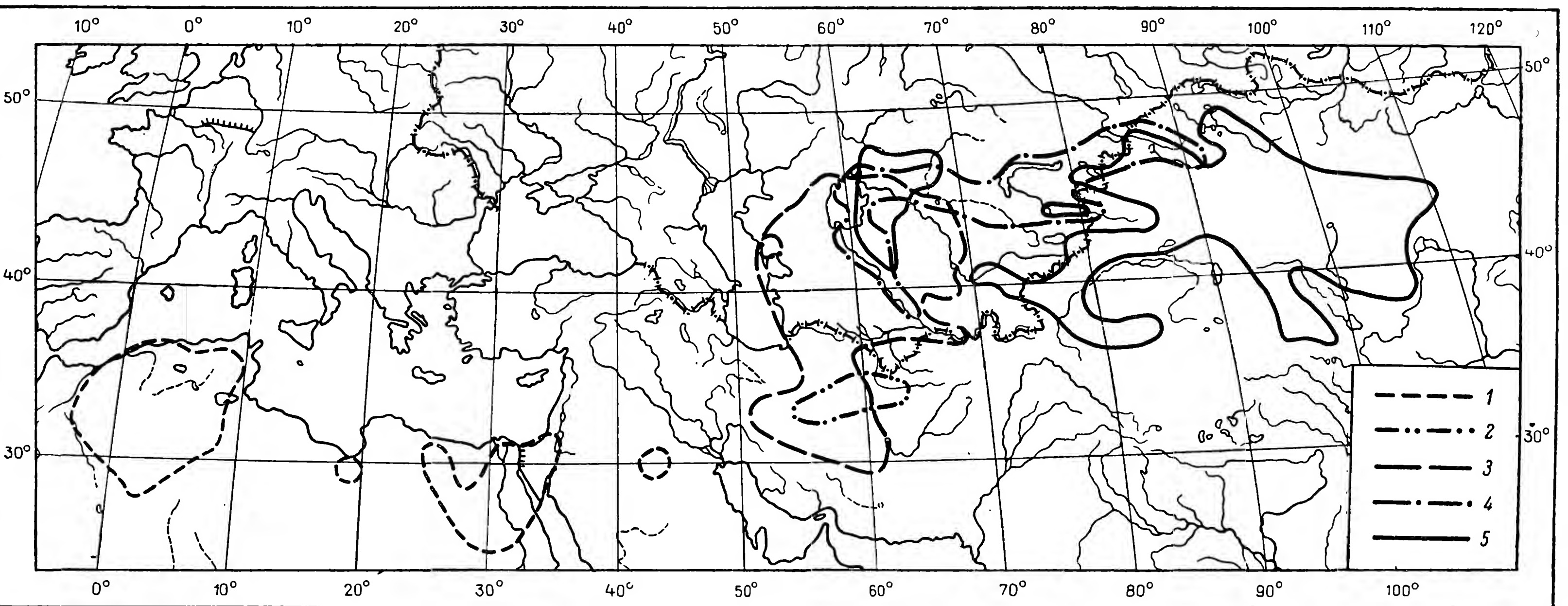


Рис. 7. Ареалы видов подсекции *Alatae* секции *Alatae* Stapf.

1 — *E. alata* Decne., *2* — *E. holoptera* H. Riedl, *3* — *E. strobilacea* Bunge ex Lehm., *4* — *E. lomatolepis* Schrenk ex Fisch. et C. A. Mey., *5* — *E. przevalskii* Stapf.

других секций. Это указывает на достаточную древность исходных форм подсекции, самостоятельно произошедших от предков эфедры.

Олиготипная североамериканская подсекция Trifurcae Muss., subsect. n. Strobili bracteae ad dorsum haud induratae, fere omnino membranaceoalatae. Folia magis evoluta quam in speciebus Gerontogei.

Typus: *E. trifurca* Torrey ex S. Watson.

Содержит 3 близких вида: *E. trifurca* Torrey ex S. Watson (типовой вид), *E. torreyana* S. Watson, *E. funerea* Coville et Morton. У них чешуи стробилов на спинке едва затвердевающие, почти целиком пленчатокрылатые. Листья более развиты, чем у видов подсекции Старого Света. Занимают территорию южных Кордильер в пределах 102—117° з. д. и 2—40° с. ш. Ареалы видов соприкасаются или частично перекрываются. Исходным видом следует, вероятно, считать *E. trifurca*, от которой произошли остальные 2 вида.

Из географической характеристики видно, что ареал рода в целом состоит из трех частей: 1) средиземноморско-центральноазийской, 2) североамериканской и 3) южноамериканской. Первая часть наиболее обширная, основная. Здесь представлено 40 видов, относящихся к 4 крупным секциям. Для нее мы и приводим карту сводных ареалов секций и подсекций (рис. 8). Как видно, представители древней секции *Scandentes* распространены исключительно в Средиземноморской флористической области (рис. 8, *1*). Остальные 3 секции (соответствующие типовые подсекции) встречаются и в Средиземноморской, и в Центральноазиатской флористических областях (рис. 8, *2—4*), причем дальше на север и восток продвинулись относительно молодые секции *Ephedra* и *Monospermae*. Эти секции и морфологически между собою близки (главное отличие — преобладание на растениях одно- или двусемянных мегастробилов). Ареалы секций обширные, но целостные. Ареалы же секций *Scandentes* и *Alatae* дизъюнктивные, что указывает на их относительно большую древность.

Судя по ареалам, а также учитывая морфологию, характер местообитаний и цитологические данные, можно считать, что род эфедра первоначально возник на гористых литоралях Средиземноморья. Это предположение было высказано еще С. А. Невским (1937) и поддержано И. Т. Васильченко (1950, 1965) и Ю. Д. Сосковым (1968). Затем род расселился на восток — до Центральной Азии и на запад — до Северной Америки (позднее из Северной — в Южную Америку). Мнение М. Г. Пахомовой (1969) о центральноазийских или даже южноамериканских (тропических?) корнях эфедры по морфологическим признакам представителей рода, согласованным с их географическими связями, не подтверждается.

Исходя из географической характеристики можно предположить, что первичное положение внутри рода занимают представители секций *Scandentes*, *Alatae*, *Asarca*. Секции *Ephedra* и *Monospermae* произошли, очевидно, от секции *Scandentes*. Многие виды этих двух производных секций очень пластичные, полиморфные, обладают обширными современными ареалами. Это, например, *E. distachya*, *E. intermedia*, *E. equisetina*, *E. sinica*. Они скрещиваются между собой, образуя гибридные формы; многие из них отмечены М. Г. Пахомовой (1968, 1971). По ряду морфологических признаков сами секции очень близки друг с другом, поэтому, возможно, было бы более естественным объединить их в одну секцию (типовую) с подразделением на ряды в соответствии с географическими связями отдельных групп видов.

Ареаграфия в сочетании с морфологическими признаками показывает, что установленные 67 видов эфедры неравноценны. Среди них следует выделить «хорошие» виды, обладающие несомненными морфологическими отличиями друг от друга и обособленными ареалами. Такими «хорошими», или «истинными», следует считать, на наш взгляд, 44 вида: 25 Старого Света (из 40) и 19 Нового Света (из 27). Остальные 23 вида, морфологически слабо отличающиеся от «хороших» видов, не обладающие самостоятельными, не перекрывающимися ареалами, на наш взгляд, или описаны недостаточно обоснованно, или представляют внутривидовые подразделе-

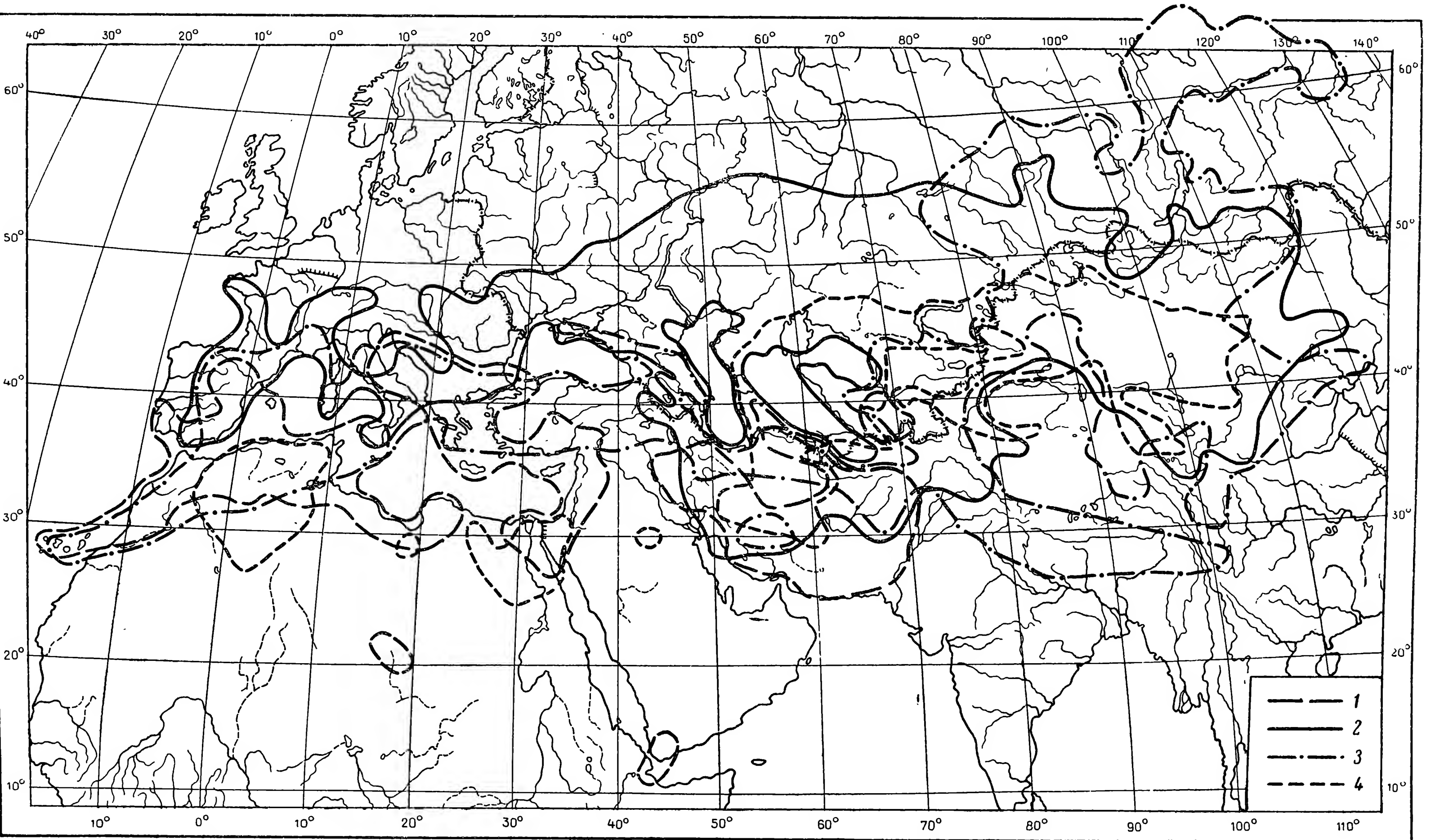


Рис. 8. Сводные ареалы секций рода *Ephedra* L. в Старом Свете.

1 — секция *Scandentes* (Stapf) Pachom., *2* — секция *Ephedra* подсекция *Ephedra*, *3* — секция *Monospermae* Pachom. подсекция *Monospermae*, *4* — секция *Alatae* Stapf подсекция *Alatae*.

ния. С учетом сказанного, ниже представлена схема вероятных филогенетических связей 44 «истинных» (достоверных) видов эфедры, объединенных в соответствующие секции и подсекции.

Распределение видов по ареалу рода и центры видовой насыщенности

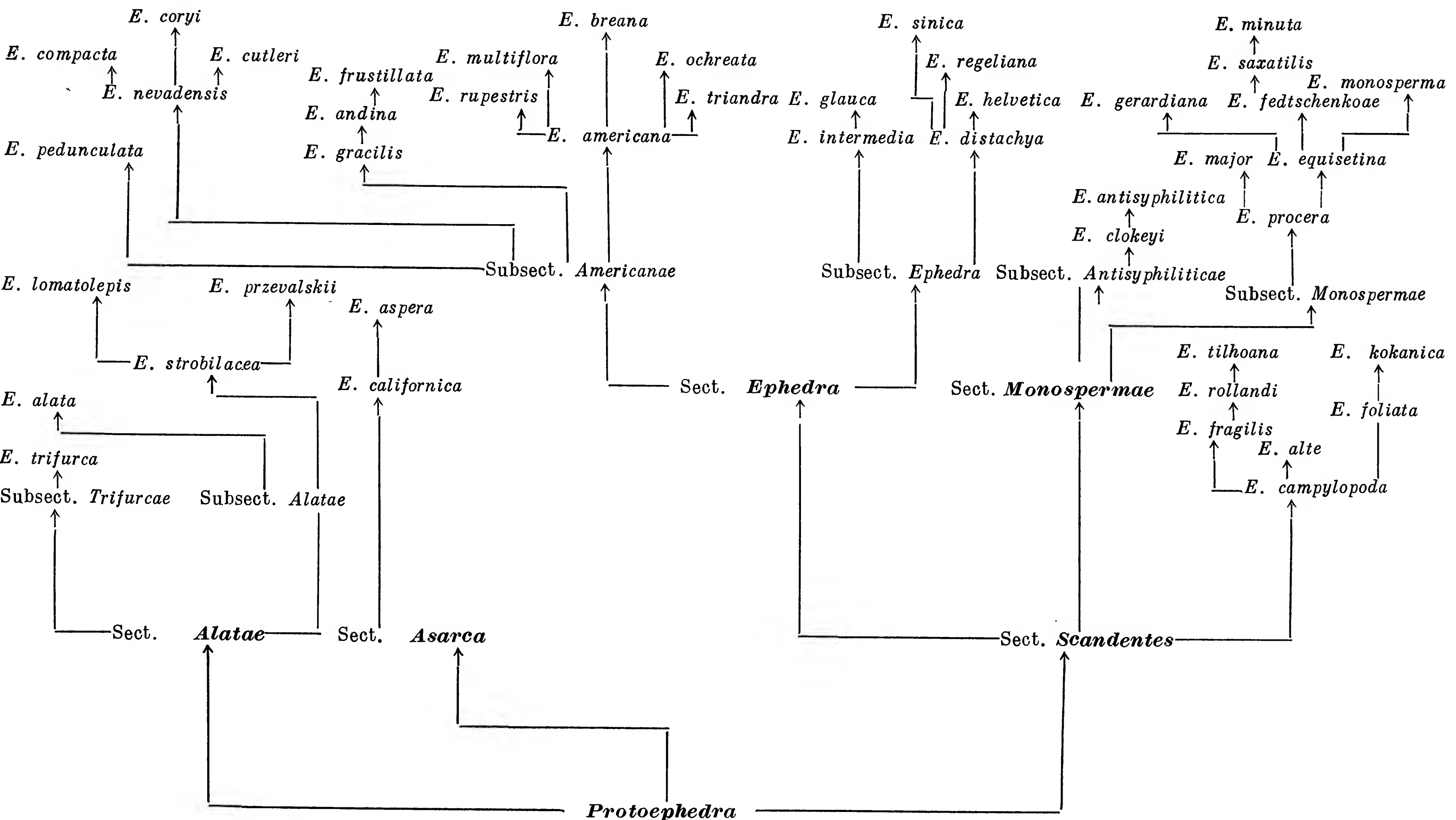
Сводный ареал видов эфедры в Старом Свете приведен на рис. 9. Виды здесь распределены крайне неравномерно. Преимущественно равнинные территории к северу от Черного и Каспийского морей, где климат летом жаркий и засушливый, а зимой холодный, заняты единственным видом *E. distachya* (рис. 9, *1*). На севере Западной Европы территории заселены также одним видом *E. distachya* или близким к нему *E. helvetica*. Северо-восточные участки ареала в верховьях Енисея, бассейнов Лены, Яны, Индигирки заняты *E. monosperma*. На востоке и крайнем юге также есть участки с одним видом, но они не обширные, вкраплены отдельными пятнами.

Большие участки с 2 видами (рис. 9, *2*) имеются на Казахском мелкосопочнике (*E. distachya* и *E. pseudodistachya*) и в Монголии (*E. monosperma* и *E. sinica*). Довольно крупный участок с 2 видами расположен в Малой Азии (*E. procera* и *E. major*) и на Северном Кавказе (*E. distachya* и *E. procera*). Можно еще указать на северную часть Западного Средиземноморья (*E. distachya* и *E. major*). По остальной части ареала встречаются небольшие участки с 2 или 3 видами (рис. 9, *2*, *3*).

Внутри ареала рода четко прослеживаются центры видовой насыщенности с 4 (рис. 9, *4*) или 5—7 (рис. 9, *5*) видами. Так, 4 вида встречаются в Сахарском Атласе (*E. fragilis*, *E. alata*, *E. major*, *E. rollandi*), на Балканах (*E. campylopoda*, *E. procera*, *E. major*, *E. distachya*). Виды названных участков представляют 3 секции из 4, имеют хорошо выраженные обособленные ареалы и нередко являются исходными для своих секций.

Небольшие территории с 4 видами есть в разных частях Ирана и Афганистана, под Аральским морем, в северо-западных Гималаях, Тянь-Шане (на территории КНР), южном Гоби и северо-восточном Тибете. Значение их различно. На иранских участках встречаются *E. intermedia*, *E. procera*, а также *E. strobilacea* и *E. pentandra* или *E. foliata* и *E. pachyclada*. Здесь всегда представлены виды 3 или иногда всех 4 секций Старого Света, являющиеся узловыми, широко распространенными видами своих секций. На центральноазиатских территориях распространены в основном производные, молодые виды, например *E. monosperma*, *E. przevalskii*, *E. sinica* и один из первичных видов *E. equisetina*.

Центры видовой насыщенности с 5—7 видами наблюдаются на 2 участках ареала рода (рис. 9, *5*): в Копетдаге и в районе Памиро-Алая → Тянь-Шаня → Монгольского Алтая. На первом участке встречаются узловые виды — *E. procera*, *E. distachya*, *E. intermedia*, *E. strobilacea*, *E. equisetina*, *E. kokanica*, представляющие все секции Старого Света, а также некоторые мелкие локальные виды, производные от узловых. На втором, более обширном центре в различных его частях встречаются *E. equisetina*, *E. regeliana*, *E. glauca*, *E. intermedia*, *E. sinica*, *E. monosperma*, *E. fedtschenkoae* и ряд локальных видов. Здесь большинство видов являются производными, характерными для средне- и высокогорного поясов. Этот центр, вместе с окаймляющими его участками, населенными 4 видами, является вторичным центром формирования и расселения видов. Копетдагский центр, вероятно, следует считать более древним. Таким же древним, по-видимому, является североафриканский центр с 4 видами. Первичный центр рода, вероятно, находился где-то в Восточном Средиземноморье между Балканами и Ираном, где и теперь имеются участки, насыщенные 4 видами, представляющими все исходные секции рода эфедра.


E. coryi
E. compacta
E. cutleri
E. nevadensis
E. frustillata
E. andina
E. gracilis
E. multiflora
E. rupestris
E. breana
E. americana
E. ochreata
E. triandra
E. glauca
E. intermedia
E. sinica
E. regeliana
E. helvetica
E. distachya
E. minuta
E. saxatilis
E. monosperma
E. gerardiana
E. fedtschenkoae
E. major
E. equisetina
E. antisyphilitica
E. clokeyi
E. procera
E. pedunculata
Subsect. Americanae
Subsect. Ephedra
Subsect. Antisyphiliticae
Subsect. Monospermae
E. lomatolepis
E. przevalskii
E. aspera
E. strobilacea
E. californica
Sect. Ephedra
Sect. Monospermae
E. tilhoana
E. kokanica
E. rollandi
E. foliata
E. fragilis
E. alte
E. campylopoda
E. alata
E. trifurca
Subsect. Trifurcae
Subsect. Alatae
Sect. Alatae
Sect. Asarca
Sect. Scandentes
Protoephedra

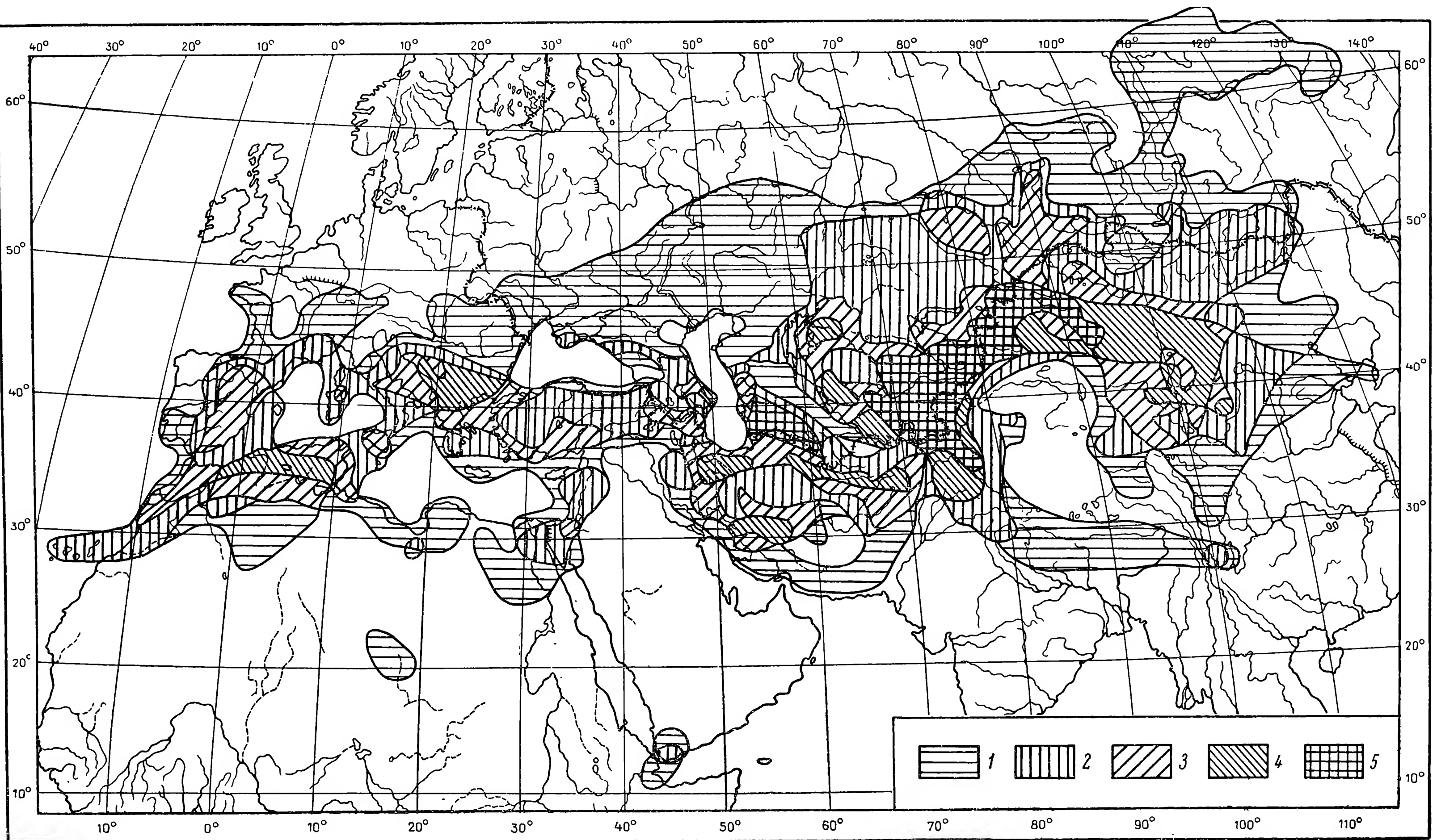
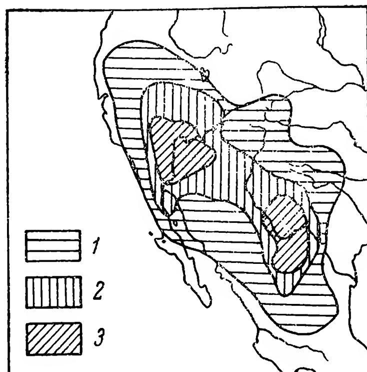


Рис. 9. Сводный ареал и видовая насыщенность эфедры в Старом Свете (ареал отражает распространение 40 видов).

1 — площади с 1 видом, *2* — площади с 2 видами, *3* — площади с 3 видами, *4* — центры с 4 видами, *5* — центры видовой насыщенности с 5—7 видами.

Рис. 10. Сводный ареал и видовая насыщенность эфедры в Северной Америке (ареал отражает распространение 14 видов).

1 — площадь с 1—2 видами, *2* — площадь с 3—4 видами, *3* — центры видовой насыщенности с 5—7 видами.



В целом виды эфедры в Старом Свете распределены по ареалу рода более или менее равномерно, не образуя больших скоплений на отдельных участках. По южной полосе ареала чаще наблюдаются территории с 4 видами. Здесь же расположены и центры с 5—7 видами. Все эти участки, как правило, являются предгорными и горными. К горным склонам приурочено подавляющее большинство современных видов эфедры. Лишь несколькими видами (*E. distachya*, *E. strobilacea* и *E. alata*, а также частично ареалы некоторых других) род представлен на равнинах — на песчаных барханах пустынь (*E. strobilacea*, *E. alata*) или по долинам рек и берегам озер (*E. distachya*).

Сформировавшись на предгорных и низкогорных литоралях окрестностей и островов Восточного Средиземноморья, представители рода в дальнейшем расселились в Западном Средиземноморье и затем из Европы проникли в Северную Америку, обосновавшись в предгорьях и на горных склонах юго-западной части Кордильер. Отсюда лишь одна подсекция (*Americanae*) продвинулась по притихоокеанским горным цепям в Южную Америку, где сформировалась относительно молодая группа видов, преимущественно приуроченная к горным склонам Анд. Другая группа эфедры из Восточного Средиземноморья расселилась на восток — в Центральноазиатскую флористическую область; здесь образовались молодые группы видов, приспособленные к суровым местообитаниям горных склонов и плато. Лишь некоторые виды (*E. distachya*, *E. strobilacea*) в ходе передвижения на север и восток расширяли свой ареал за счет равнинных территорий Турана.

Очертания и видовая насыщенность североамериканской части ареала эфедры показаны на рис. 10. Здесь сосредоточено 14 видов секции *Asarca* (3 вида), подсекции *Americanae* секции *Ephedra* (6 видов), подсекции *Antisyphiliticae* секции *Monospermae* (2 вида) и подсекции *Trifurcae* секции *Alatae* (3 вида). Все они приурочены преимущественно к юго-западным Кордильерам и образуют довольно компактный ареал в пределах 21—41° с. ш. и 98—122° з. д. Значительная периферическая часть сводного ареала населена 1—2 видами (рис. 10, *1*), а на остальной территории, вытянутой с северо-запада на юго-восток, обитают 3—4 вида (рис. 10, *2*). В центре этой части имеются 2 небольших участка; на южном из них встречается 5 видов, на северном — 7.

Очертания и видовая насыщенность южноамериканской части ареала рода показаны на рис. 5. Здесь встречается 13 видов подсекции *Americanae*. Их ареал вытянут по направлению горных хребтов узкой полосой почти на 5000 км (от 4 до 51° ю. ш.). Значительная часть ареала между 14—41 (49)° ю. ш. населена 2—3 видами (рис. 5, *2*). Посередине этой части есть небольшой участок (29—32° ю. ш.), насыщенный 4—5 видами (рис. 5, *3*). Две узкие полоски этого центра протянуты на север по высоким Андам.

Касаясь геологического времени возникновения и палеогеографии рода, можно отметить следующее. Пыльца эфедры найдена в меловых отложениях различных частей земного шара: в Ираке, Нигерии, южной Австралии и на о. Тасмания, в Северной и Южной Америке (Венесуэла), в Западной Сибири, Восточной Монголии и в верховьях р. Зеи на Дальнем Востоке (Шахмундес, 1964; Гладкова и др., 1964, и др.). В третичных и четвертичных отложениях пыльца попадается еще чаще (Васильченко,

1950; Гричук, 1954; Tynni, 1958; Шахмундес, 1964), и притом в районах более северных по сравнению с современными границами ареала рода: например, на юге Финляндии (61° с. ш.), у Ладоги (60° с. ш.) и Белого моря (64° с. ш.). Некоторые авторы указывают и более раннее время, чем меловой период. Так, Р. А. Скотт (Scott, 1960) обнаружил пыльцу эфедры в отложениях верхнего триаса, а Л. Р. Вильсон (Wilson, 1959) — в пластах средней перми (вместе с пыльцой вельвичии). Во всяком случае, в меловой период эфедра уже была довольно широко распространена как в Старом, так и в Новом Свете. Следовательно, первичные формы эфедры возникли еще раньше — в юре или даже триасе. Расселение их из Средиземноморья в Америку и Центральную Азию произошло, вероятно, в нижнем мелу или даже в юре.

В дальнейшем в кайнозое происходило самостоятельное развитие рода как в Старом, так и в Новом Свете. При этом ареал рода расширялся в результате продвижения эфедры из предгорий и низкогорий на склоны высокогорий и плато, а также частично в равнинные песчаные районы, где сформировались молодые виды, приспособленные к новым условиям. Большинство видов эфедры в настоящее время обитает в горных областях земного шара.

В заключение хотелось бы отметить, что представленная здесь филогенетическая схема отражает прежде всего географические связи видов, подсекций и секций рода эфедра, но нами учитывались, конечно, и морфологические, кариологические, палеоботанические и экологические особенности видов и их объединений. Мы убеждены, что филогению представителей политипных родов, таких как эфедра, невозможно изучать без применения ареаграфического метода.

ЛИТЕРАТУРА

Васильченко И. Т. (1950). Материалы по истории происхождения эфедры. Бот. ж., 35, 3. — Васильченко И. Т. (1965). Продолжение дискуссии по эфедре — *Ephedra* L. Бот. ж., 50, 6. — Гладкова А. Н., В. В. Зауэр, Н. Д. Мчедлишвили. (1964). К морфологии пыльцевых зерен *Ephedra* L. Тр. ВНИГРИ, 239. — Гричук М. П. (1954). Распространение рода *Ephedra* L. в четвертичном периоде на территории СССР в связи с историей ландшафтов. Матер. по палеогеогр., 1. — Мусаев И. Ф. (1966). К методике и технике учета и обработки материалов о местонахождениях растений при картировании их ареалов. Бот. ж., 51, 9. — Мусаев И. Ф. (1968). О некоторых аспектах составления карт ареалов лекарственных растений флоры СССР. Раст. ресурсы, 4, 3. — Мусаев И. Ф. (1969). Карты ареалов эдификаторных растений Турана. Сб.: Ареалы растений флоры СССР, вып. 2. — Мусаев И. Ф. (1978). К методике картирования ареалов растений. Бот. ж., 63, 1. — Невский С. А. (1937). Материалы к флоре Кугитанга и его предгорий. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. I, Флора и систем. высш. раст., вып. 4. — Пахомова М. Г. (1967). Новые виды *Ephedra* L. из Азии. Бот. матер. герб. Инст. бот. АН УзбССР, 18. — Пахомова М. Г. (1968). *Ephedra* L. — Хвойник. В кн.: Определитель растений Средней Азии, 1. ФАН, Ташкент. — Пахомова М. Г. (1969). К систематике рода *Ephedra* L. (по поводу работ Ю. Д. Соскова и В. А. Никитина). Бот. ж., 54, 5. — Пахомова М. Г. (1971). Сем. *Ephedraceae* Dum. В кн.: Растения Центральной Азии, 6. — Сосков Ю. Д. (1968). Три линии развития в секции *Ephedra* рода *Ephedra* L. во флоре СССР. Бот. ж., 53, 1. — Толмачев А. И. (1974). Введение в географию растений. — Шахмундес В. А. (1964). Новые виды *Ephedra* L. из осадков палеогена севера Западной Сибири. Тр. ВНИГРИ, 239. — Atlas Florae Europaeae. (1973). Vol. 2. Helsinki. — Coode M. J. E., J. Cullen. (1965). *Ephedraceae*. In: P. H. Davis. Flora of Turkey and the East Aegean islands, 1. Edinburg. — Cutler H. C. (1939). Monograph of the North American species of the genus *Ephedra*. Ann. Missouri Bot. Garden, 24, 4. — Darlington C. D., A. P. Wylie. (1955). Cromosome atlas of flowering plants. — Florin R. (1933). Über Einige Oder Wenig Bekannte asiatische *Ephedra*-Arten der Sect. *Pseudobaccatae* Stapf. Kungl. Svenska Vet. Akad. Handl., Tredje Ser., Bd. 12, 1. — Hunziker J. H. (1949). Sinopsis de las especies Argentinas del genero Ephedra. «Lilloa», Rev. bot., t. 17. — Hunziker J. H. (1953). Numero de chromosomas de varias especies sudamericanas de Ephedra. Rev. Argentina de Agron., 20, 3. — Maire R. (1935). Contribution a l'etude de la flore du Tibesti in Dalloni. Mission au Tibesti, II. — Maire R. (1952). Flore de l'Afrique du Nord. (Maroc, Algérie, Tunisie, Tripolitaine, Cyrénaique et Sahara), 1. — Markgraf F. (1926). *Ephedraceae*. In: Engler—Prantl's Nat. Pflanzenfam., 2, Aufl. 13. — Markgraf F. (1964). *Ephedra* L. In: Flora Europaeae, 1. — Riedl H. (1962). *Ephedraceae*. In: Iranian plants, 5, 1. — Riedl H. (1969). Orientalische Ephedra-Arten aus dem Herba-

rium der Hebräischen Universität Jerusalem (HUJ). Candollea, 24/2. — Scott R. A. (1960). Pollen of *Ephedra* from the Chuile formation (Upper Triassic) and the genus *Equisetosporites*. Micropaleontology, 6, 3. — Stapf O. (1889). Arten der Gattung *Ephedra*. Danksch. Akad. Wiss. Math.-Nat., Kgl. 56 (2). — Tynni R. (1958). Über des Vorkommen von *Ephedra distachya* L. Während des Spät- und Postglazialsi Finnland. Arch. Soc. Zool. bot. Fennicae «Vanamo», 13, 2. — Wilson L. R. (1959). History of the *Gnetales*. Geol. Survey, 19, 2.

Ивановский
сельскохозяйственный институт.

Получено 6 II 1976.

SUMMARY

The areagraphy shows, that 44 *Ephedra* species out of 67 described possess geographic definitiveness and can be considered true species. The area of this genus is more extensive in Gerontogea, covering the Mediterranean-Sea and Central-Asiatic floristic regions, inhabited by 40 species. The centres of specific satiation with 5—7 species are tied to 1) Kopetdagh and 2) Pamiroaltay — Tjan-Shan — Mongolic Altay. Parts of the area in the Neogea are tied to the Southern Cordilleras and also to the Middle and Southern Andes inhabited by 14 and 13 species respectively. The centres of specific satiation here were formed by 5—7 species (in North America) and by 4—5 species (in South America).

Most species of *Ephedra* are mountainous plants, and their centres of specific satiation are secondary. The initial forms of this genus were, probably, formed in the mountain-foot and low-mountainous littorals and islands of Mediterranean Sea in the end of trias or in jura, having the primary centre within the territory from Balkans to Iran. The initial sections of the genus are *Alatae*, *Asarca* and *Scandentes*, the sections *Ephedra* and *Monospermae* being the derivatives of the section *Scandentes*.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК (018) 581.9

Б. Н. Норин

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ СИНУЗИАЛЬНОГО СТРОЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ДЛЯ ФЛОРОЦЕНОТИЧЕСКОГО АНАЛИЗА ГЕОБОТАНИЧЕСКИХ ВЫДЕЛОВ

B. N. NORIN. THE USAGE OF SYNUSIAL STRUCTURE OF PLANT COVER FOR FLOROCOENOTICAL ANALYSIS OF GEOBOTANICAL ISOLATES

Предлагается метод составления флороценотических спектров, основанный на учете принадлежности доминантов-эдификаторов синузий к тем или иным географическим элементам флоры и учете площадей, занимаемых этими синузиями.

В ботанической географии и флористике широко распространен метод анализа флоры по ее географическим элементам. Этот метод применяется также в геоботанике, особенно при районировании растительного покрова. Однако применение его в геоботанике имеет ряд недостатков, и в частности то, что при таком анализе всем видам флоры придается одинаковый «вес», т. е. в равной степени оцениваются и чрезвычайно редкие растения, и виды-доминанты растительного покрова. Между тем не вызывает сомнения положение о том, что при геоботаническом анализе флоры большое значение должно придаваться учету ценотической роли тех или иных видов в растительном покрове. Прямое же перенесение методов флористики в геоботанику, а именно выделение географических элементов всей флоры изучаемого региона с одинаковой оценкой значения каждого вида, может приводить к неправильным выводам о роли того или иного элемента флоры в сложении растительного покрова. Несомненно, что для целей геоботаники очень важно знать не просто наличие вида или элемента во флоре, а их ценотические позиции в данном районе.

В последнее время некоторыми исследователями (Юрцев, 1968; Малышев, 1973; Галанин, 1974, и др.) при анализе флоры предпринимаются попытки оценить ценотическую роль видов, но оценка производится лишь словесно и не оказывает влияния на подсчет соотношения элементов флоры. Кроме того, при таких попытках рассматривается не столько ценотическая позиция того или иного вида, сколько широта его экологической амплитуды и его обилие в различных местообитаниях. В то же время несомненно, что видовой состав и структура растительного покрова определяются (наряду с экологическими условиями) лишь немногими, наиболее активными видами, видами-эдификаторами растительных группировок. Эти виды процветают в данном районе и *представляют собой наиболее характерные элементы флоры*, которые являются здесь победителями в борьбе за существование, лучше приспособлены к данным условиям. Их набор и занимаемые ими площади дают флороценотическую картину современной растительности региона.

Однако чтобы представить эту картину-спектр флороценотических элементов, состав доминантов-эдификаторов сообществ в каждом районе слишком ограничен. Такой спектр может быть получен, если учитывать доминанты-эдификаторы более дробных группировок растительности,

а именно синузий. Подсчеты, проведенные нами в восточноевропейской лесотундре, показали, что доминантами-эдификаторами синузий является примерно $^1/_6$ часть видов флоры сосудистых растений; среди мхов число видов, способных создавать синузии, несколько выше. Такое количество доминантов-эдификаторов обеспечивает уже детализированный спектр флороценотических элементов.

Данный подход к анализу географических элементов активной части флоры дает очень ценную возможность рассматривать не только в целом растительный покров какого-либо района, но и его отдельные территориальные выделы и классификационные единицы растительности. Методически это не представляет сложности и не требует дополнительного времени. Раздельный флороценотический анализ единиц растительности позволяет объективно оценивать их подзональную принадлежность и более строго проводить геоботаническое районирование.

Методика флороценотического анализа предельно проста. При описаниях растительных сообществ в поле следует отмечать площади (в процентах), занимаемые в них каждым типом синузий. Синузии следует понимать как элементарные, одноярусные, ценотически обусловленные растительные группировки с сомкнутыми фитогенными полями их эдификаторных растений, которые в определенной степени регулируют состав и соотношение обилия (массы, числа особей) растений данного яруса более или менее однородно на всем протяжении группировки; внешним морфологическим критерием синузии в большинстве случаев является сомкнутость надземных или подземных частей доминирующих в ярусе растений и относительная гомогенность ее видового состава; типы синузий устанавливаются по их доминантам-эдификаторам.

При камеральной обработке материалов после составления сводных списков описаний по каждой ассоциации (или иному синтаксону в зависимости от целей анализа) подсчитываются средние величины площадей (в процентах), занимаемых каждым типом синузий. При этом общая сумма площадей всех синузий обычно будет больше 100% вследствие их ярусного перекрытия. В тех случаях, когда флороценотический анализ не ограничивается отдельными таксонами, а должен охватить растительность района в целом, необходимо сделать дальнейший подсчет площадей синузий, введя в расчеты площади, занимаемые соответствующими синтаксонами. В заключение полученные по синтаксону или району величины переводятся в проценты от общей суммарной площади всех синузий, после чего остается лишь объединить синузии, доминанты-эдификаторы которых относятся к одному типу элементов флоры. Полученный спектр характеризует ценотические позиции, занимаемые в данном синтаксоне или районе разными флористическими элементами, и дает сравнимый объективный материал для геоботанического районирования.

Результаты такого флороценотического анализа продемонстрируем на примере растительного покрова урочища Ары-Мас (п-ов Таймыр). Следует лишь заметить, что в данном случае анализу подвергались не фитоценозы, а фитохоры Ары-Маса вследствие того, что его растительный покров характеризуется очень дробной нано- и микрокомплексностью и выделение фитоценозов затруднительно. Фитохоры представляют собой морфологически относительно однородные участки растительного покрова мезоразмера, приуроченные к определенным элементам мезорельефа, с однообразным чередованием фрагментов разных фитоценозов или других растительных группировок (Норин, 1976). При выделении географических флористических элементов мы ограничились тремя их крупными широтными группами: арктической (в том числе аркто-альпийской), гипоарктической (в том числе гипоаркто-горной) и бореальной. Результаты анализа представлены в таблице. Прежде всего бросается в глаза большое различие флороценотических спектров фитохор, наиболее распространенных в Ары-Масе, а именно лиственничных редколесий и нанополигональных морозно-трещиноватых пятнистых тундр. В растительном покрове пятнистых тундр абсолютно доминирует арктический элемент (85—93%),

тогда как в редколесьях (за исключением дриадово-кассиоповых) господствует гипоарктический элемент (45—58%). К редколесьям в этом отношении близки пойменные ивняки и редкие в урочище ерниковые тундры. Данные таблицы подтверждают высказанную нами ранее мысль о том, что редколесья Ары-Маса непосредственно контактируют с северным вариантом типичных тундр (Норин и др., 1971). Однако судить о зональной принадлежности отдельных геоботанических выделов Ары-Маса по данным флороценотического анализа в настоящее время не представляется возможным из-за отсутствия соответствующих сведений по зонам и полосам (подзонам) растительности в разных провинциях Арктики и Субарктики.

Соотношение (в %) эдификаторных широтных флористических элементов в основных геоботанических выделах урочища Ары-Мас (Таймыр)

Элемент флоры	Нанополигональные морозно-трещиноватые пятнистые тундры				Лиственничные редины осоково-кассиоповые	Лиственничные редколесья			Тундры ерниковые	Пойменные ивняки	Валиково-полигональные болота
	осоково-дриадовые	дриадовые и кассиоповые	осоковые	осоково-кассиоповые		дриадово-кассиоповые	ерниковые	багульниковые			
Сосудистые											
Арктический	88.9	95.4	81.4	89.2	80.8	50.6	32.9	17.7	28.2	40.4	50.3
Гипоарктический	11.1	4.6	18.6	10.8	5.5	25.3	41.8	54.2	71.8	58.6	30.6
Бореальный	—	—	—	—	13.7	24.1	25.3	28.1	—	—	19.1
Мхи и лишайники											
Арктический	96.0	71.4	95.0	81.0	59.7	54.1	47.0	34.9	29.6	42.6	50.0
Гипоарктический	—	14.3	5.0	18.2	38.8	40.0	49.4	62.8	29.6	28.4	24.4
Бореальный	4.0	14.3	—	0.8	1.5	5.9	3.6	2.3	40.8	29.0	25.6
В целом											
Арктический	92.9	88.0	87.8	85.3	70.7	52.2	40.1	25.8	28.7	41.4	50.2
Гипоарктический	4.9	7.6	12.2	14.3	21.4	31.9	45.7	58.2	57.9	44.7	27.2
Бореальный	2.2	4.4	—	0.4	7.9	15.9	14.2	16.0	13.4	13.9	22.6

Существующие в литературе данные о подзональных флористических соотношениях на Крайнем Севере (Александрова, 1971, 1977; Ребристая, Шмидт, 1972; Юрцев, 1974, и др.) мало помогают в этом вопросе, так как ценотические позиции видов учитываются в них лишь в общей словесной форме. В дальнейшем при геоботанических работах необходимо заполнить этот пробел и составить контрольные флороценотические спектры по зональным полосам всех провинций Крайнего Севера.

Следует обратить внимание на то, что имеющиеся данные по флористическим соотношениям почти совершенно не затрагивают флоры мхов и лишайников, хотя эти группы растений играют очень большую роль в сложении растительного покрова Крайнего Севера. Скудность данных о флорах мхов и лишайников районов Арктики и Субарктики в значительной мере связана с большой трудоемкостью их выявления. В этом отношении предлагаемая нами методика обладает большими преимуществами перед обычным флористическим анализом, так как не требует полного выявления флор.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. (1971). Принципы зонального деления растительности Арктики. Бот. ж., 56, 1. — Александрова В. Д. (1977). Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Комаровские чтения, 29. — Гала-

н и н А. В. (1974). Эколого-ценотические элементы флоры (эколого-ценотический анализ двух конкретных флор Чукотской тундры). Авторефер. канд. дисс. Л.— М а л ы ш е в Л. И. (1973). Флористическое районирование на основе количественных признаков. Бот. ж., 58, 11. — Н о р и н Б. Н. (1976). Структура растительных сообществ восточноевропейской лесотундры. Автореф. докт. дисс. Л. — Н о р и н Б. Н., И. В. И г н а т е н к о, А. В. К н о р р е, Н. В. Л о в е л и у с. (1971). Растительность и почвы лесного массива Ары-Мас (Таймыр). Бот. ж., 56, 9. — Р е б р и с т а я О. В., В. М. Ш м и д т. (1972). Сравнение систематической структуры флор методом ранговой корреляции. Бот. ж., 57, 11. — Ю р ц е в Б. А. (1968). Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов северо-востока Сибири.— Ю р ц е в Б. А. (1974). Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 21 XII 1977.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.16 : 582.852

Т. Н. Наумова, М. С. Яковлев

ПОЛОВОЕ ВОСПРОИЗВЕДЕНИЕ У *OPUNTIA FICUS-INDICA (CACTACEAE)*

T. N. HAUMOVA, M. S. YAKOVLEV. SEX REPRODUCTION IN *OPUNTIA FICUS-INDICA (CACTACEAE)*

У всех ранее изученных опунций половой процесс не обнаружен. Семенное воспроизведение осуществляется у них за счет развития нуцеллярных зародышей и, вероятно, апомиктического эндосперма. У исследованной нами *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. имеет место половой процесс, в результате которого формируются зародыш и эндосперм. Образование нуцеллярных зародышей не наблюдалось. Тип оплодотворения — промежуточный. Эндосперм от ядерной стадии переходит к клеточной, формируя хорошо развитую эндоспермальную ткань, которая сохраняется вплоть до полного развития семени. В зрелом семени наряду с эндоспермом присутствует перисперм. Эмбриогенез у исследуемого вида осуществляется по типу поздно дифференцирующихся зародышей.

В сем. *Cactaceae* включается от 50 до 220 родов и около 2000 видов. Представители этого семейства в основном суккуленты: кустарники, травы разного габитуса и реже деревья (Тахтаджян, 1966). Родина их — сухие и жаркие районы Америки, главным образом Мексика, где многие виды являются важными кормовыми и техническими растениями. Систематическое положение этого семейства дискуссионно: одни исследователи выделяют его в самостоятельный порядок *Cactales* (Hutchinson, 1959), другие — включают в порядок *Caryophullales* (Тахтаджян, 1966); существуют также и иные мнения. Проведенные исследования структуры семяпочек и васкулярной системы цветка (Mauritzon, 1934; Neumann, 1935; Tiagi, 1955, 1958, 1970; Тиаги, 1960), а также полученные эмбриологические данные могут быть использованы для решения спорных вопросов о систематическом положении этого семейства.

С эмбриологической точки зрения сем. *Cactaceae* интересно тем, что воспроизведение растений в нем может осуществляться разными путями: как половым, так и апомиктическим. Процесс двойного оплодотворения, приводящий к формированию зародыша и эндосперма половой природы, обнаружен у *Astrophytum muriostigma*, *Thelocactus bicolor*, *Toameya papyracantha* (Engleman, Mark, 1960). Относительно этих видов известно, что зародышевые мешки формируются из халазальной клетки тетрады и развиваются по Polygonum-типу. Ко времени цветения зародышевые мешки могут иметь от 8 до 5 ядер. Уменьшение их количества происходит в связи с дегенерацией халазальных ядер. Оплодотворение у *Astrophytum muriostigma* осуществляется через 24 часа после опыления. Первое деление зиготы трансверсальное, в результате чего формируются две неравные клетки — крупная базальная и мелкая густоплазменная терминальная. Через 6 дней зародыш становится почти сферическим. Зрелый зародыш у этого вида, как и у большинства кактусов, имеет редуцированные семядоли. Эндосперм вначале ядерный, к клеточной стадии он переходит через 5 суток. В зрелых семенах всех этих видов наряду

с эндоспермом присутствует перисперм (Engleman, Mark, 1960). Для некоторых видов кактусовых: *Phylocactus* sp., *Rhipsalis gonocarpa*, *Aloe vulgaris*, *Mesembryantheum pomeridianum* (Hubert, 1896) при изучении прорастающих семян установлено, что в семени у них развивается по одному проростку. Можно предположить, что в данном случае также имеет место половой процесс, поскольку при адвентивной эмбрионии (единственном способе апомиксиса, обнаруженном у кактусовых) в семени имеется более одного зародыша и начинают развиваться соответственно несколько проростков.

В сем. *Cactaceae* апомиктическое воспроизведение, осуществляемое за счет формирования семян с нуцеллярными зародышами, обнаружено у родов *Opuntia* и *Mamillaria* (Ganong, 1898; Archibald, 1939; Tiagi, 1954, 1956, 1957, 1958; Chopra, 1954; Maheshwari, Chopra, 1955). Эмбриологически эти два рода исследованы довольно слабо. Известно, что в результате мейоза археспориальной клетки как у *Opuntia*, так и у *Mamillaria* образуется линейная, реже Т-образная тетрада. В отдельных случаях при втором делении мейоза в верхней клетке диады не образуется клеточной перегородки. Начало зародышевому мешку дает халазальная клетка тетрады (Tiagi, 1954, 1957, 1970). Макрогаметогенез исследовался у *O. dillenii* (Tiagi, 1954; Maheshwari, Chopra, 1955), *O. aurantiaca* (Chopra, 1957) и *Mamillaria tenuis* (Tiagi, 1957). В обобщающей работе, посвященной сем. *Cactaceae*, на основании изучения макрогаметогенеза у этих видов сделано заключение о том, что у всех представителей семейства зародышевые мешки развиваются по Polygonum-типу (Tiagi, 1970). Эмбриональные структуры после цветения изучались у 5 видов опунций: *O. vulgaris* (Ganong, 1898), *O. ficus-indica*, *O. leucantha* (Montemartini, 1899), *O. aurantiaca* (Archibald, 1939); *O. dillenii* (Tiagi, 1954; Chopra, 1954; Maheshwari, Chopra, 1955). К сожалению, эти данные фрагментарны и касаются главным образом исследования поздних стадий развития семени, когда в нем уже присутствуют довольно крупные зародыши. Эти исследования, однако, позволяют сделать вывод о возможности формирования у опунций нуцеллярных зародышей. Лишь в двух работах сделана попытка изучить эмбриологические процессы у *O. dillenii* вскоре после опыления (Chopra, 1954; Maheshwari, Chopra, 1955). Половой процесс авторы не обнаружили и пришли к выводу, что все развивающиеся зародыши у этого вида имеют нуцеллярную природу.

В результате эмбриологического изучения *O. elata* (Наумова, 1978) было показано, что клетки яйцевого аппарата зрелых зародышевых мешков характеризуются признаками дегенерации, выраженными в разной степени. Несмотря на наличие вблизи них пыльцевых трубок, оплодотворение никогда не наблюдалось и яйцевой аппарат погибал. Из семи клеток зародышевого мешка жизнеспособной остается лишь одна центральная клетка. Семенное воспроизведение у этого вида происходит за счет образования семян с нуцеллярными зародышами и апомиктическим эндоспермом. При изучении генезиса нуцеллярной ткани обнаружено не известное ранее явление — формирование молодой нуцеллярной ткани, являющейся источником нуцеллярных зародышей. Это приводит к присутствию после опыления в семяпочках разновозрастной нуцеллярной ткани — старой, возникшей при формировании семяпочки, и молодой, образовавшейся после опыления. Эндосперм от ядерной стадии переходит к клеточной, но он быстро потребляется множеством развивающихся в семени нуцеллярных зародышей. Таким образом, наши данные опровергают существующее в литературе мнение (Tiagi, 1970) об отсутствии клеточного эндосперма у опунций. Описан эмбриогенез нуцеллярных зародышей. Показано, что он происходит по типу поздно дифференцирующихся зародышей. Следовательно, согласно литературным данным, у всех восьми изученных к настоящему времени видов опунций и нескольких видов мамиллярий процесс семенного воспроизведения осуществляется лишь за счет нуцеллярной полиэмбрионии. У большинства других покрытосеменных, склонных к адвентивной эмбрионии, процесс воспроизведе-

ния базируется одновременно на двух взаимно дополняющих друг друга способах: апомиктическом и амфимиктическом (Наумова, Яковлев, 1972). Можно ли считать, что опунции полностью перешли на апомиктическое воспроизведение и половой процесс оказался утраченным? Настоящее исследование и предпринято с целью выяснения возможных путей воспроизведения у опунций. В качестве объекта взята *O. ficus-indica*. Эмбриология этого вида описана лишь в одной работе (Montemartini, 1899). Автор показал возможность развития в семени нескольких зародышей, считая, что один из них является половым. Однако точных сведений, характеризующих половое происхождение зародыша, нет.

Материал и методика

Материал для исследований собирался в оранжереях Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в течение 1973—1976 гг. *O. ficus-indica* в условиях оранжереи достигает высоты 2—2.5 м, растет там с 1940 г., выращена из семян, присланных Ботаническим садом Университета Валенсия. Растения обильно цветут, но плоды завязывают только после искусственного опыления. Темпоральные фиксации проводили через 3—7 дней в течение 1.5 месяца от стадии бутона (незадолго до цветения) вплоть до формирования почти зрелого семени. В качестве фиксатора был использован FAA. Материал обезвоживали и заключали в парафин по общепринятой методике. Срезы имели толщину 12—15 мкм. Препараты окрашивались по Фёльгену с подкраской гематоксилином Эрлиха, а также процпоновыми красителями по методике В. Б. Иванова, несколько измененной нами (Наумова, Яковлев, 1975).

Результаты исследований

O. ficus-indica имеет крассинуцеллятные анацирцинотропные семяпочки с мощным нуцеллусом, окруженным двумя интегументами (табл. I, *1*, *2*; см. вклейку). Внутренний интегумент однослойный, кроме микропилярной зоны, где он хорошо развит и является многослойным. Фуникулюс у исследованного вида подобно другим *Cactaceae* сильно разрастается и полностью окружает семяпочку. Микропиле образовано внутренним интегументом.

В завязи опунций, в том числе и у *O. ficus-indica*, формируется множество семяпочек. Незадолго до цветения и на более ранних стадиях развития внешне все семяпочки кажутся сходными. Однако эмбриологические исследования показывают, что очень многие из них лишены нормально развитых зародышевых мешков. В одних семяпочках незадолго до цветения мы видели уже полностью дегенерировавшие зародышевые мешки, в других же — они часто находились на разных ступенях дегенерации. Нормально развитые зародышевые мешки к периоду цветения являются восьмиядерными, семиклеточными (табл. II, *1*). Яйцевой аппарат состоит из трех клеток: двух синергид и яйцеклетки. Синергиды грушевидной формы, с крючковидными выростами, в базальной части их отчетливо выявляется нитчатый аппарат. В терминальной части синергид находится довольно крупная вакуоль, а над ней — ядро. Яйцеклетка обычно выступает чуть ниже уровня синергид, имеет крупную вакуоль в базальной части, в терминальном ее конце в узком постенном слое цитоплазмы находится ядро. Центральная клетка имеет два крупных полярных ядра, которые во время цветения располагаются рядом и находятся вблизи яйцевого аппарата. Центральная часть ее занята вакуолью, цитоплазмы мало и она сосредоточена лишь вдоль стенок клетки. Антиподы в числе трех эфемерны и часто начинают дегенерировать вскоре после клеткообразования.

Пыльники *O. ficus-indica* содержат перед цветением двуядерные пыльцевые зерна. Следует отметить, что более половины пыльцевых зерен сильно деформированы и являются нежизнеспособными. При проращи-

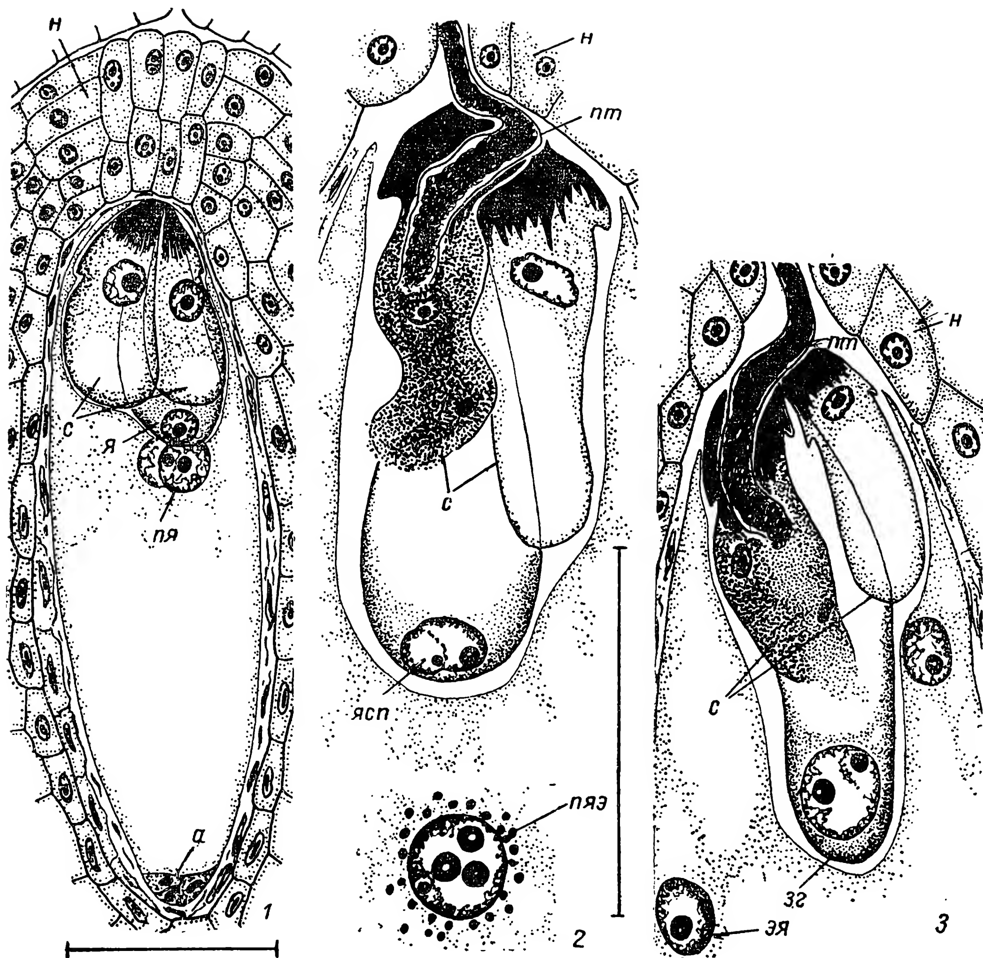


Таблица II

Зрелый зародышевый мешок и процесс оплодотворения у *Opuntia ficus-indica*.

1 — восьмиядерный зародышевый мешок и окружающая его нуцеллярная ткань в начальный период цветения (до опыления); *2* — микропилярная часть зародышевого мешка с яйцевым аппаратом в момент оплодотворения (видна пыльцевая трубка, подошедшая к зародышевому мешку и излившая свое содержимое в одну из синергид; обе синергиды дегенерируют; в яйцеклетке началось объединение ядра спермия с ядром яйцеклетки; в центральной клетке — первичное ядро эндосперма); *3* — микропилярная часть зародышевого мешка вскоре после оплодотворения (видны остатки пыльцевой трубки; синергиды дегенерируют; зигота увеличилась в размерах и находится на стадии ранней профазы первого митоза; завершается слияние половых ядер).

с — синергиды, *я* — яйцеклетка, *пя* — полярные ядра, *а* — антиподы, *пт* — пыльцевые трубки, *ясп* — ядро спермия, *пяэ* — первичное ядро эндосперма, *зг* — зигота; *н* — нуцеллус.

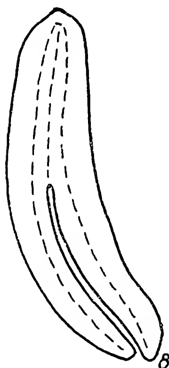
вании на искусственной среде в 20%-м растворе сахара прорастают лишь около 50% пыльцевых зерен, которые дают длинные пыльцевые трубки. Деление генеративного ядра пыльцевого зерна происходит в пыльцевой трубке. Спустя несколько дней после искусственного опыления у опунции по внешним признакам еще невозможно определить семяпочки, способные к дальнейшему развитию, поэтому для исследования мы вынуждены были брать все семяпочки, из которых лишь единичные оказались фертильными. В связи с этим подробно описать процессы оплодотворения и раннего эмбриогенеза трудно.

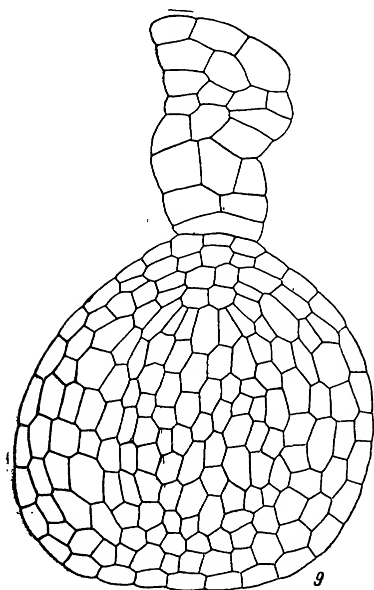
Обнаружено, что у *O. ficus-indica* оплодотворение происходит через 2—3 суток после опыления (табл. II, *2*, *3*). Пыльцевая трубка изливает свое содержимое в одну из синергид, которая разрушается. У второй синергиды к этому времени также заметны признаки дегенерации — вакуоль сильно увеличивается и смещает ядро, уже изменившее форму, в базальную часть клетки (табл. II, *2*). В яйцеклетке происходит слияние ядра с ядром спермия, хорошо видно, что оболочки ядра спермия и ядра

яйцеклетки в зоне контакта частично растворяются. Как яйцеклетка, так и спермий имеют тонкоструктурированные ядра с отчетливо выраженными ядрышками. Ядро и ядрышко яйцеклетки крупнее, чем у спермия (табл. II, *2*). В центральной клетке в это время имеется очень крупное ядро на стадии ранней профазы с тремя большими и одним маленьким ядрышками (табл. II, *2*). Представляет ли это первичное ядро эндосперма результат слияния лишь полярных ядер или полярных ядер и спермия, остается неясным. Однако отсутствие второго спермия в полости центральной клетки и в районе яйцевого аппарата дает возможность предположить, что данное первичное ядро эндосперма образовалось в результате оплодотворения. Несколько позже в зиготе завершается слияние ее ядра с ядром спермия, хотя полное объединение их в данном случае еще не наступило (табл. II, *3*). Во вновь сформировавшемся ядре зиготы еще выделяются зоны ядер яйцеклетки и спермия. Ядро зиготы по сравнению с более ранней стадией слияния половых ядер (табл. II, *2*) стало крупнее, в нем более отчетливо видны тонкие нити спирализующихся хромосом, значительно увеличились размеры и самой зиготы. Все это свидетельствует о переходе зиготы к профазе митоза. Тот факт, что слияние половых ядер происходит не сразу после их контакта, а осуществляется в течение довольно длительного времени и завершается к началу первого деления зиготы, позволяет характеризовать тип оплодотворения как промежуточный.

Сразу после оплодотворения семяпочка и зародышевый мешок начинают интенсивно расти, увеличивая свои размеры к моменту первого деления зиготы в 1.5—2 раза. Если полярные ядра до оплодотворения располагаются в непосредственной близости от яйцевого аппарата, то образовавшееся первичное ядро эндосперма сразу начинает перемещаться в глубь центральной клетки. В покоящемся состоянии оно остается очень недолго. Начало развития эндосперма предшествует развитию зародыша. Ко времени первого деления зиготы, т. е. через 4—5 суток после оплодотворения, эндосперм уже имеет около 15 ядер. На начальных этапах развития наиболее интенсивно делятся ядра халазальной зоны эндосперма. Здесь часто формируются гигантские, очевидно, полиплоидные ядра. В средней и верхней частях центральной клетки ядра эндосперма немногочисленны и располагаются в очень тонком постенном слое цитоплазмы. Эндосперм у *O. ficus-indica* от ядерной стадии переходит к клеткообразованию. Через 2.5 недели после начала развития он представляет хорошо развитую клеточную ткань (табл. I, *2*, *4*). Лишь в халазальной части эндосперма клеткообразование длительное время не происходит (табл. I, *3*). Мощный клеточный эндосперм сохраняется у *O. ficus-indica* и при наличии в семени дифференцированного зародыша (табл. I, *3*).

На четвертый-пятый день после оплодотворения зигота приступает к делению. Первое деление ее происходит в поперечном направлении, образуются две неравные клетки *ca* и *cв*. Базальная клетка *cв* крупная, с большой вакуолью, терминальная *ca* — значительно меньше базальной, густоплазменная, с мелкими вакуолями (табл. III, *1*). Темпы деления клетки *cв* менее интенсивны по сравнению с клеткой *ca* и ее производными. Клетка *cв* часто длительное время не делится, но при этом она сильно увеличивается в размерах, выполняя, очевидно, гаусториальную функцию (табл. III, *1—4*). Деления *cв* и ее производных, как правило, лишены четкой последовательности. Образующиеся в результате этих делений клетки имеют крупные размеры и бедны цитоплазмой (табл. III, *1—7*, *9*). Терминальная клетка *ca* двуклеточного проэмбрио делится обычно поперечной перегородкой. Далее клетки, производные *ca*, делятся как в продольном, так и в поперечном направлениях, формируя удлиненный проэмбрио (табл. I, *4*; III, *1—6*). Клетки терминальной зоны проэмбрио обычно мелкие, густоплазменные. По структуре клеток, их размерам и интенсивности делений в зародыше *O. ficus-indica* на начальных этапах развития отчетливо выделяются две зоны: зона собственно зародыша, возникшая из клетки *ca*, и зона подвеска, формирующаяся из базальной





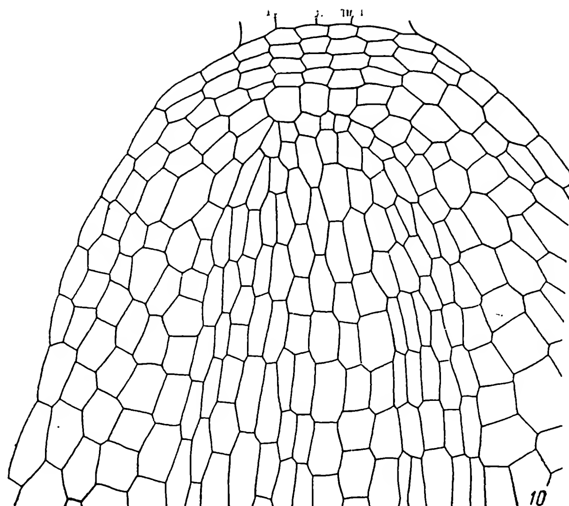


Таблица III

Эмбриогенез

1 — двуклеточный проэмбрио; *2—4* — многоклеточный проэмбрио с интенсивно развивающейся терминальной частью (*св* к делениям не приступала); *5*, *6* — проэмбрио с многоклеточным подвеском и удлиненной терминальной частью собственно зародыша; *7* — проэмбрио на стадии обособления эмбриодермы; *8* — полностью дифференцированный зародыш; *9* — шаровидный зародыш с многоклеточным подвеском (выделяются зачаточные корневой чехлик, прокамбиальный тяж, периблема); *10* — базальная часть дифференцированного зародыша.

клетки *са* (табл. III, *1—6*). Начало обособления дерматогена наблюдается спустя около двух недель после начала развития проэмбрио (табл. III, *7*). Базальная часть зародыша состоит из крупных клеток. Однако на этой стадии уже трудно провести границу между зонами собственно зародыша и подвеска. Вполне возможно, что в дальнейшем в формировании подвеска принимают участие не только производные *св*, но частично и *са*. Четкая сегментация в терминальной части зародыша в это время отсутствует. Темпы дальнейшего развития зародышей намного интенсивнее, чем на проэмбриональной стадии. Через 2.5 недели после начала развития зародыш достигает шаровидной стадии (табл. III, *9*; I, *2*). На этом этапе развития отчетливо проявляются все признаки дифференциации: завершается формирование дерматогена, в корневом апексе начинает формироваться зачаточный чехлик, в центральной части зародыша выделяется группа удлиненных клеток, которые в будущем формируют прокамбиальный тяж, выделяются и крупные клетки периблемы. Подвесок у таких зародышей многоклеточный, состоит, как и на более ранних стадиях, из крупных бедных цитоплазмой клеток (табл. III, *9*). Через 1.5 месяца после цветения зародыш уже полностью дифференцирован (табл. III, *8*). В нем отчетливо выделяются корневой полюс с зачаточным многоклеточным чехликом (табл. III, *10*), зона гипокотиля с прокамбиальным тяжем и периблемой; стеблевой апекс представлен группой меристематических клеток, хорошо развиты семядоли. Такой зародыш окружен частично израсходованным, но еще массивным эндоспермом. Наряду с эндоспермом в семени присутствует перисперм. Особенно интенсивно развитым он остается в районе проводящего пучка, но вокруг семени сохраняется в виде узкой полоски. Оболочка семени формируется внутренним и наружным интегументами, а также фуникулюсом (табл. I, *3*).

В связи с тем, что у всех исследованных ранее видов опунций развиваются лишь адвентивные зародыши, возникающие из отдельных клеток соматической нуцеллярной ткани, окружающей зародышевый мешок, у *O. ficus-indica* следовало также обратить особое внимание на эту ткань. Однако на всем протяжении развития нуцеллуса мы не видели характерных изменений в структуре этой ткани, которые наблюдались у видов, склонных к адвентивной эмбрионии. Случаев формирования нуцеллярных зародышей у *O. ficus-indica* также отмечено не было.

Заключение

Проведенное изучение *O. ficus-indica* позволило выяснить некоторые спорные и не исследованные ранее вопросы эмбриологии как этого вида, так и сем. *Cactaceae* в целом.

1. При изучении *O. ficus-indica* впервые у опунций нами был описан половой процесс. У восьми изученных ранее видов этого рода семенное воспроизведение осуществляется лишь за счет нуцеллярной полиэмбрионии. Анализируя явление адвентивной эмбрионии у покрытосеменных растений, мы пришли к выводу, что многие виды, склонные к такой форме апомиксиса, одновременно сохраняют способность как к половому, так и к апомиктическому воспроизведению (Наумова, Яковлев, 1972). Опунции в этом отношении являются, очевидно, исключением, так как для одних видов этого рода характерно только апомиктическое семенное размножение, для других же — только половое. Возможно, наличие разных способов семенного воспроизведения может быть использовано для характеристики филогенетических взаимоотношений внутри рода *Opuntia*.

2. При исследовании *O. ficus-indica* впервые проведено изучение эмбриогенеза половых зародышей опунций. В связи с тем, что у исследуемого вида зигота и терминальная клетка *са* двуклеточного проэмбрио делятся поперечной перегородкой и лишь производные *са* участвуют в развитии собственно зародыша, а *св* дает многоклеточный подвесок, эмбриогенез *O. ficus-indica* следовало бы отнести, согласно существующим классификациям, к Solanaceae-типу. Однако в характере и закономерностях делений *са* и *св* у *O. ficus-indica* имеется ряд особенностей.

Прежде всего, несмотря на то что терминальная клетка двуклеточного проэмбрио делится поперечно, дальнейшие деления в этой зоне лишены четкой закономерности и последовательности. При делении базальной клетки также отсутствует закономерность в делениях. Результатом таких дезорганизованных клеточных делений, по нашему мнению, является формирование многоклеточных зародышей, лишенных каких-либо признаков дифференциации. Лишь у крупных шаровидных зародышей появляется первый признак дифференциации — образование дерматогена. После обособления его дальнейшая дифференциация происходит закономерно и быстро и завершается образованием дифференцированного зародыша. Действительно, если мы сравним ранний эмбриогенез *O. ficus-indica* и видов *Nicotiana* (Souèges, 1922), одного из наиболее типичных представителей эмбриогенеза типа Solanaceae, то видно большое различие. У *Nicotiana* при наличии в зоне собственно зародыша восьми клеток происходит обособление эмбриодермы, тогда как у *O. ficus-indica* при наличии обособленной эмбриодермы количество клеток собственно зародыша во много раз больше. В последнее время в литературе уже неоднократно поднимался вопрос о том, что существующие классификации эмбриогенеза не могут вместить многие описываемые случаи развития зародышей (Haccius, Bhandari, 1975; Петрова, 1977). В работе Хациус и Бандари приведен интересный пример, показывающий, насколько различна может быть степень дифференциации и организация двух зародышей почти одинакового размера (*Cercidiphyllum japonicum* и *Sagina procumbens*), которые, согласно существующим классификациям, должны быть отнесены к одному типу эмбриогенеза Caryophyllaceae. Авторы предлагают выделить новый тип — тип поздно дифференцирующихся зародышей (late differentiation embryos). К этой крупной группе должны быть отнесены все те виды, эмбриогенез которых не укладывается в существующие классификации. Учитывая различия, наблюдаемые при сравнении эмбриогенеза *O. ficus-indica* и *Nicotiana*, а также положительно оценивая последние литературные данные по этому вопросу, мы считаем, что эмбриогенез *O. ficus-indica* следует отнести к типу поздно дифференцирующихся зародышей, а не к типу Solanaceae.

3. Наличие или отсутствие эндосперма в зрелых семенах покрытосеменных является одним из важных систематических признаков. До недавних пор считалось, что эндосперм у опунций прекращает развиваться на ядерной стадии и к клеткообразованию не приступает. Основной питательной тканью семени признавался перисперм (Tiagi, 1954, 1970; Магешвари, 1954; Chopra, 1954; Maheshwari, Chopra, 1955). Наличие перисперма как основной питательной ткани семени признавалось одним из признаков, филогенетически сближающих сем. *Cactaceae* с представителями порядка *Centrospermae*. Наши данные по *O. elata* и *O. ficus-indica* показали, что эндосперм, а не перисперм у них является мощной, хорошо развитой тканью и занимает весь свободный объем семени. У *O. elata* эндосперм быстро потребляется множеством развивающихся нуцеллярных зародышей. Возможно, подобное явление характерно и для других видов опунций с нуцеллярной полиэмбрионией и поэтому исследователи не находили его в зрелом семени. Наличие клеточного эндосперма отмечалось и у других представителей *Cactaceae* (Engleman, Mark, 1960). Следовательно, предполагаемый факт отсутствия эндосперма у *Cactaceae*, используемый до последнего времени как систематический признак семейства, ошибочен.

4. При изучении *O. ficus-indica* в ее завязях было обнаружено огромное количество семяпочек с дегенерирующими зародышевыми мешками. Факт дегенерации зародышевых мешков до начала цветения, не связанный ни с опылением, ни с оплодотворением, отмечен нами для опунций впервые. Ранее было известно, что в природных условиях у других видов опунций, склонных к адвентивной эмбрионии, завязывается очень незначительное количество семян (Tiagi, 1954; Maheshwari, Chopra, 1955). Причина низкой семенной продуктивности не ясна. Поскольку дегенерация

зародышевых мешков начинается у *O. ficus-indica* до цветения, то, вероятно, причиной этого могут быть более ранние эмбриологические процессы, предшествующие развитию зародышевого мешка, а именно макроспорогенез и макрогаметогенез. Для более точного ответа на вопрос о причинах низкой семенной продуктивности необходимы более подробные исследования этих процессов.

ЛИТЕРАТУРА

Магешвари П. (1954). Эмбриология покрытосеменных. — Наумова Т. Н. (1978). Особенности развития нуцеллярной ткани и нуцеллярная полиэмбриония у *Opuntia elata* (*Cactaceae*). Бот. ж., 62, 3. — Наумова Т. Н., М. С. Яковлев. (1972). Адвентивная эмбриония у покрытосеменных растений. Бот. ж., 57, 8. — Наумова Т. Н., М. С. Яковлев. (1975). Макрогаметогенез *Trillium camschatcense* Ker-Gawl. Бот. ж., 60, 3. — Петрова Т. Ф. (1977). Цитоэмбриология лилейных. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. — Тиаги Я. Д. (1960). Эмбриологические и анатомические исследования *Cactaceae* в связи с положением семейства в системе покрытосеменных растений. Вестн. МГУ, Биология, почвоведение, 4. — Archibald E. P. (1939). The development of the ovule and seed of jointed cactus (*Opuntia aurantiaca* Lindl.) S. Afr. I. Sci., 36. — Braun A. (1860). Über Polyembryonie und Keimung von Caelebogyne, ein Nachtrag zu de Abhendlung über Parthenogenesis bei Pflanzen. — Chopra R. N. (1954). Polyembryony in *Opuntia dillenii* L. Curr. Sci., 23, 130. — Chopra R. N. (1957). The mode of embryo sac development in *Opuntia aurantiaca* Lindl. A reinvestigation. Phytomorphology, 7, 3—4. — Engleman E. M., E. Mark. (1960). Ovule and seed development in certain cacti. Amer. J. Bot., 47, 6. — Ganong W. F. (1868). Upon polyembryony and its morphology in *Opuntia vulgaris*. Bot. gaz., 25, 221. — Haccius B., G. Bhandari. (1975). Delayed histogen differentiation as a common primitive character in all types of non-zygotic embryos. Phytomorphology, 25, 1. — Hubert E. (1896). Recherches sur le sac embryonhaire des plants grasses. Ann. Sci. nat. Bot.,8, 2. — Hull E. D. (1915). Polyembryony in *Opuntia rafinesquii*. Am. Bot., 21, 56. — Hutchinson I. (1959). The families of flowering plants. — Maheshwari P., K. N. Chopra. (1955). The structure and development of the ovule and seed of *Opuntia dillenii* Haw. Phytomorphology, 5, 1. — Mauritzon I. (1934). Ein Beitrag zur Embryologie der Phytolaceen und Cactaceen. Bot. Not., 934, 111. — Montemartini L. (1899). Contributo allo studio del anatomie del frutto e del seme della Opunzie. Atti Inst. Bot. Univ. Pavio, II, 5. — Neumann M. (1935). Die Entwicklung des Pollens, der Samenanlage und des Embryosackes von *Pereskia amapola* var. *argentina*. Öst. bot. Z., 84. — Souéges E. C. R. (1922). Recherches sur l'embryogénie des Solanacees. Bul. Bot. France, 69, 163. — Tiagi V. D. (1954). Studies in the floral morphology of *Opuntia dillenii* Haworth. Bot. Not., 4, 343. — Tiagi V. D. (1955). Studies in floral morphology. II. Vascular anatomy of the flower of certain species of the *Cactaceae*. J. Ind. Bot. Soc., 4, 408. — Tiagi V. D. (1956). Polyembryony in *Mamillaria tenuis* D. C. Bull. bot. Soc. Univ. Sangar, 8, 25. — Tiagi V. D. (1957). Studies in floral morphology. III. A contribution to the floral morphology of *Mamillaria tenuis* D. C. J. Univ. of Sangar, 6, sec. B, 7. — Tiagi V. D. (1958). Studies of the floral morphology of the order *Cactales*. Ph. D. Thes. Univ. Sangar, India. — Tiagi V. D. (1970). *Cactaceae*. Bull. Indian nat. Sci. acad., 41, 29.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 18 II 1977.

УДК 581.84 : 582 : 998 : 581.5 : 005 : 576.1

Д. И. Нинова

СРАВНИТЕЛЬНО-АНАТОМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ВАСИЛЬКОВ БОЛГАРИИ

III. ЭКОЛОГИЯ, ТАКСОНОМИЯ, ФИЛОГЕНИЯ

D. NINOVA. COMPARATIVE-ANATOMICAL STUDY OF *CENTAUREA* SPP. IN BULGARIA. III. ECOLOGY, TAXONOMY, PHYLOGENY

Показано, что ксерофитизация в роде *Centaurea* L. шла различными путями. Даны характеристики всех секций рода и схема возможных связей между отдельными секциями на основе морфолого-анатомического анализа.

Экология

В ряде исследований была сделана попытка дать оценку приспособительному значению некоторых анатомических признаков двудольных травянистых растений (Василевская, 1965; Шабес, 1967). В литературе часто указывается, что большая влажность и незначительное освещение ведут к уменьшению числа устьиц и способствуют их развитию преимущественно на нижней стороне листа. Нарастание степени засушливости приводит к изменению числа эпидермальных клеток на единицу поверхности и связанной с этим извилистости антиклинальных стенок (Watson, 1942).

Исследования эпидермальных признаков у видов *Centaurea* (Нинова, 1973, 1978) привели к выводу о большей ксероморфности видов секций *Phalolepis*, *Mesocentron* и *Acrolophus*; при этом в секции *Phalolepis* наблюдаются небольшие размеры устьиц. Относительно большое число клеток эпидермы и устьиц на 1 мм^2 находится в соответствии с прямолинейными антиклинальными стенками. Для секции *Acrolophus* показателями ксероморфности являются число эпидермальных клеток, их сравнительно прямые стенки, а также размеры устьиц. То же самое можно сказать и о секции *Mesocentron*, несмотря на некоторое уменьшение числа клеток эпидермы у *C. calcitrapa*. Во всех трех секциях преобладает амфистоматический тип листа. У видов секций *Jacea* и *Centaurium* обнаружены самые большие устьица и наименьшее число устьиц и эпидермальных клеток на 1 мм^2. На основании этого можно сказать, что обеим секциям присуще проявление мезоморфности. Это подтверждается топографией устьичного аппарата, имеющего преимущественно абаксиальную локализацию, а также большей извилистостью антиклинальных стенок. Существующие вариации в пределах секций, и даже в пределах отдельных видов, указывают на то, что эпидермальные признаки чрезвычайно четко реагируют на любую комбинацию факторов, обусловливающих рост. На число и размеры устьиц оказывают сильное влияние условия среды; именно этим можно объяснить меньшие размеры устьиц у *C. kamciensis*, а также большее их число у *C. parilica*.

Обнаруженное большое структурное разнообразие пластинки листа в значительной степени связано с адаптацией растений к различным местам обитания, а также с их таксономическим положением. Так, листья с компактной структурой, с сильной редукцией межклетников и четко проявляющейся изолатеральностью мезофилла характерны для растений, выросших при недостатке влаги (Быкова, 1963). Листья рыхлой структуры с развитой системой межклетников и четко выраженной дорзовентральностью мезофилла присущи растениям влажных местообитаний. Им свойственны также меньшее утолщение стенок клеток эпидермы и низкий механический индекс. Исследования структуры листьев секции *Acrocentron* выявили их большую ксероморфность. Представителей этой сек-

ции характеризует большая кутинизация, изолатеральность, высокий коэффициент палисадности, слабое развитие межклетников и высокий механический индекс. Эти признаки свойственны также и секции *Acrolophus*. Изолатеральность установлена и в секции *Phalolepis*; она здесь связана с высоким процентом палисадности и слабым развитием межклетников. Секцию *Microlophus* характеризуют сравнительно высокий процент палисадности, низкая «проветриваемость» и высокий механический индекс. Листья растений этой секции дорзовентральные и менее кутинизированы.

Противоположные по степени выраженности признаки наблюдаются в секциях *Jacea* и *Centaurium*. Представители этих секций имеют дорзовентральную структуру листа, много межклетников, палисадность у них выражена слабо. Все это говорит о мезоморфности *Jacea* и *Centaurium*. Виды секции *Acrocentron* имеют высокий механический индекс, самую большую в пределах рода кутинизацию и тенденцию к увеличению палисадности паренхимы коры, устьица у них в ряде случаев располагаются ниже уровня эпидермальных клеток. Увеличение палисадности и высокий механический индекс характерны и для видов секции *Acrolophus*. Секцию *Cyanus* характеризует сравнительно слабая кутинизация стебля, а тонкие стенки сердцевинной паренхимы указывают на мезоморфность. То же самое относится и к секции *Jacea*, но в ее пределах обнаруживается некоторая гетерогенность. В секции *Centaurium* мезоморфные признаки усиливаются редукцией трихом, тогда как для секции *Psephellus*, напротив, характерно сильное опушение, при котором волоски имеют очень длинные придатки.

Ксерофитизация представителей рода шла различными путями, которые определили их различные ксероморфные возможности. В одних случаях она связана преимущественно с изменениями в эпидермальном аппарате, в других — главным образом с развитием трихомной защиты, в третьих — признаки ксероморфной структуры проявляются многосторонне. Именно последнее характерно для секций *Acrocentron*, *Acrolophus* и в различной степени для секций *Phalolepis* и *Microlophus*. Приспособление к условиям низкой влажности шло путем специализации анатомической структуры, очевидно, в разных направлениях.

Таксономия

В результате проведенных нами исследований представителей рода *Centaurea*, произрастающих в Болгарии (Нинова, 1973, 1978), было установлено, что величина, форма и количество эпидермальных клеток, а также размеры и число устьиц дают информацию, которая может быть использована в ряде случаев для разграничения видов и секций. Однако количественные эпидермальные показатели далеко не всегда могут быть мерилом для таксономического определения, поэтому большую роль в этом отношении играет такой признак, как тип устьиц, отличающийся относительным постоянством. Анализ листовой пластинки в пределах рода позволяет выделить секции *Acrocentron*, *Acrolophus* и *Phalolepis* (их отличает высокий процент палисадности и низкий процент межклетников), а колленхиматизация проводящего пучка срединной жилки листа дает возможность выделить вид *C. marschalliana* в секцию *Psephellus*. Несомненное таксономическое значение имеют и признаки черешка. На основании ряда признаков черешка нами выделены секции *Centaurium* (адаксиальные пучки переходят в фибровазальную дугу), *Microlophus* (наличие склереид) и *Acrocentron* (наличие мощных механических тканей).

Существенное значение для таксономии имеет и ряд анатомических признаков стебля. Так, например, редукция коровых пучков и даже полное их исчезновение выделяет секцию *Cyanus*. Наличие же перимедуллярных выделительных каналов и гиподермального кольца и, кроме того, наименьшее в роде число проводящих пучков и минимальная сердцевина

стебля, — все это в совокупности характеризует секцию *Phalolepis*. Непрерывное камбиальное кольцо выделяет секцию *Mesocentron*.

Данные нодальной анатомии с таксономической точки зрения важны не только тем, что они позволяют различать многопучковые или трех-пятипучковые листовые следы, но прежде всего тем, что указывают на количество лакун, которые только у видов секции *Acrocentron* почти равны числу пучков в следе (многопучковый, многолакунный листовой след).

ТАБЛИЦА 1

Данные вариационно-статистической обработки признаков эпидермы трех спорных видов секции *Cyanus*

Показатель	Вид	Min	$M \pm m$	Max
Длина устьиц	*C. pseudoaxillaris*	22.4	29.1 ±0.30	36.2
	C. napulifera	20.3	25.5 ±0.27	30.6
	C. thirkei	29.2	31.6 ±0.31	36.4
Ширина устьиц	*C. pseudoaxillaris*	20.5	21.5 ±0.24	26.2
	C. napulifera	20.0	20.9 ±0.30	24.0
	C. thirkei	22.7	23.6 ±0.18	25.9
Число устьиц на 1 мм²	*C. pseudoaxillaris*	100	111 ±7.1	140
	C. napulifera	70	101 ±3.1	125
	C. thirkei	75	147 ±1.9	170
Число клеток эпидермы на 1 мм²	*C. pseudoaxillaris*	430	494 ±10.0	700
	C. napulifera	630	686 ±12.1	890
	C. thirkei	500	746 ±12.1	825

ТАБЛИЦА 2

Анатомические признаки, характеризующие секции рода *Centaurea*

Признак	*Centaurium*	*Cyanus*	*Acrocentron*	*Acrolophus*	*Phalolepis*	*Jacea*	*Psephellus*	*Mesocentron*	*Microlophus*
Пластинка листа									
Устьиц анизоцитного типа 75%	—	—	+	—	—	—	—	—	—
Колленхимная обкладка пучков	—	—	—	—	—	—	+	—	—
Наличие разбросанных пучков	+	—	—	—	—	—	—	—	—
Наличие склереид	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Черешок									
Гиподерма склеренхимного типа в основании черешка	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Механический индекс больше 6	—	—	+	—	—	—	—	—	+
Стебель									
Непрерывное кольцо колленхимы	+	—	—	—	—	—	—	—	—
Тканей коры больше 10%	—	—	—	—	—	—	+	—	—
Число проводящих пучков — 12	—	—	—	—	—	—	+	—	—
Редукция коровых пучков	—	+	—	—	—	—	—	—	—
Сердцевинной паренхимы 40%	—	—	+	—	—	—	+	—	—
Сердцевинной паренхимы 70%	+	—	—	—	—	—	—	—	—
Непрерывное камбиальное кольцо	—	—	—	—	—	—	—	+	—
Механический индекс больше 7	—	+	—	—	—	+	+	±	—
Перимедуллярные секреторные каналы	+	—	—	—	—	—	—	—	—
Многолакунный листовой след	+	—	+	—	—	—	—	—	—
Протяженность медианного пучка в одном междоузлии	—	—	—	—	—	—	—	+	—

Большой интерес представляет возможность выяснить, до какой степени анатомические признаки могут служить отличительными чертами у морфологически близких видов, какими, например, являются *C. napulifera*, *C. thirkei* и *C. pseudoaxillaris*. Упомянутые виды морфологически отличаются друг от друга преимущественно по утолщениям на корнях (Стоянов и др., 1967). Стоянов и Ахтаров (Stojanoff, Achtaroff, 1935) предлагают данные виды на основе переходных форм между ними включить в один полиморфный вид *C. napulifera*. Однако анатомический анализ этих видов говорит о дополнительных отличительных признаках. Например, чрезвычайно показательными являются трихомы, которые у *C. napulifera* мелкие и состоят из нескольких клеток; у *C. thirkei* они приблизительно в 2 раза длиннее, а у *C. pseudoaxillaris* разница в размерах клеток увеличивается почти в 7 раз. Весьма важным является и число секреторных каналов. У *C. thirkei* только один канал сопровождает большие проводящие пучки стебля, тогда как у остальных двух видов их три. К этим двум признакам можно добавить и ряд других, таких как коэффициент палисадности и «проветриваемости», механический индекс, соотношение между тканями и числом проводящих пучков. Все эти данные увеличивают возможности разграничения видов. Этой же самой цели служит и вариационно-статистическая обработка эпидермальных признаков, которая включает длину, ширину и число устьиц и количество эпидермальных клеток на 1 мм^2 (табл. 1). Аналогичный анализ может быть сделан и для других секций и видов, трудно различимых по внешнеморфологическим признакам. Основные признаки, имеющие секционное значение, сведены нами в табл. 2.

Филогения

В оценке эволюционного значения некоторых анатомических признаков нет единого мнения. Так обстоят дела и с вопросом о примитивном типе узла, исходном для цветковых растений (Sinnot, 1914; Завалишина, 1947; Metcalfe, Chalk, 1950; Шабес, 1967). В отношении связи между трехпучковым, трехлакунным и многопучковым, многолакунным типами узлов преобладает мнение, что из них более примитивным является первый. Если принять такую точку зрения, то на ее основе наиболее примитивной из числа исследованных секций можно считать секцию *Psephellus*.

Проанализированные в данном исследовании признаки ксероморфной структуры (большое число устьиц на 1 мм^2, их малые размеры, амфистоматичность, значительное число эпидермальных клеток, прямолинейность антиклинальных стенок, высокий коэффициент палисадности, низкий процент «проветриваемости», изолатеральность, большой механический индекс, сильная кутинизация, расположение устьиц ниже уровня эпидермы и густое опушение) в совокупности характеризуют секцию *Acrocentron* как самую ксероморфную и самую прогрессивную в эволюционном отношении. И, наоборот, мезоморфные тенденции, проявляющиеся яснее всего в секции *Centaurium*, определяют ее довольно низкий уровень.

Наиболее примитивным типом черешка считается закругленный черешок с проводящей системой, расположенной вблизи продольной оси (Туманян, 1963). По мнению Уорсделла (Worsdell, 1908), пучки, находящиеся в сердцевине, нужно рассматривать как дегенерировавшие структуры и объяснять их как остаток более древних структур. В этом плане секцию *Centaurium* можно рассматривать как более примитивную. Большое число тканей коры в стебле также является показателем примитивности и в ряде работ используется для филогенетических заключений (Делипавлов, Попова, 1965). Среди исследованных секций рода *Centaurea* наибольшая степень развития паренхимы коры характеризует секцию *Psephellus*.

Если считать, что аномоцитный тип является более примитивным, чем анизоцитный, то секцию *Acrocentron* можно рассматривать как более прогрессивную в эволюционном отношении.

На основании полученных данных эволюционная характеристика секций рода *Centaurea* может быть следующей.

Секцию *Centaurium* характеризуют бесспорные признаки сравнительной примитивности, а именно: разбросанное расположение пучков в черешке и наличие перимедуллярных выделительных каналов. Устьица аномоцитно-анизоцитные с преобладанием аномоцитных.

Секции *Cyanus* присущ целый ряд признаков, чье значение может расцениваться как промежуточное, характеризующее более примитивный тип. Преобладающий тип устьица аномоцитный, лишь только у некоторых видов встречаются устьица аномоцитно-анизоцитного типа. Листовой след — трехлакунный, трех(пяти)пучковый. Преобладают элементы мезоморфности, но некоторым видам присущи отдельные признаки более ксероморфного характера. Ткани коры у некоторых видов достигают значительного объема.

Секцию *Acrocentron* характеризует наличие комплекса анатомических признаков, которые принято считать прогрессивными в эволюционном отношении. Это — наиболее четко проявляющаяся ксероморфность, многолакунный и многопучковый листовой след и анизоцитный тип устьиц.

По степени ксероморфности за секцией *Acrocentron* следует секция *Acrolophus*, но вместе с тем в ней отмечены и признаки примитивности, такие как аномоцитный тип устьиц и трехлакунный, трехпучковый листовой след, реже трех(пяти)пучковый.

Для секции *Phalolepis* характерен эпидермальный аппарат с явно ксероморфной организацией, однако листовой след — трехлакунный, трех(пяти)пучковый, а степень развития тканей коры промежуточная.

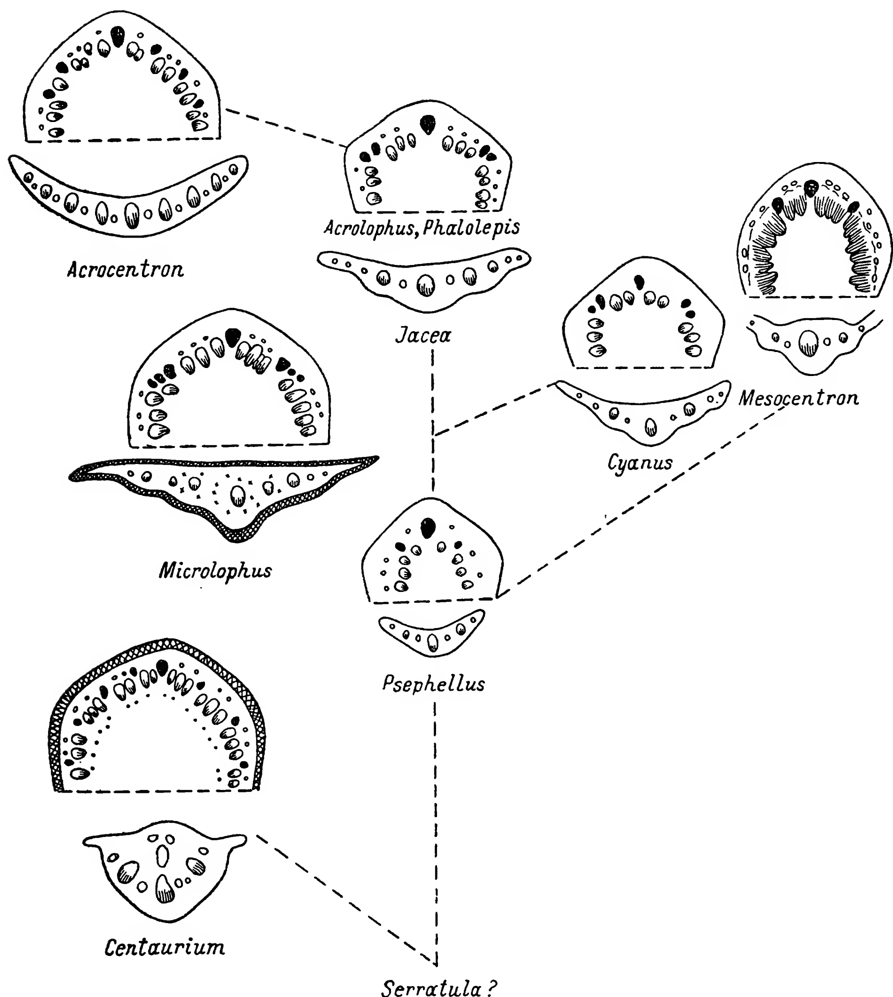
У секции *Jacea* с присущим ей разнообразием анатомических признаков наблюдается некоторая внутренняя разнородность. Здесь преобладают мезоморфные признаки, но существуют виды и с явно ксероморфными признаками. Листовой след — трехпучковый, трехлакунный или трех(пяти)лакунный, трех(много)пучковый.

В секции *Psephellus* четко выделяются примитивные анатомические признаки в структуре стебля. Листовой след трехлакунный, трехпучковый. Устьица аномоцитно-анизоцитного типа. По степени развития тканей коры секция занимает первое место. Густое опушение и хорошая кутинизация листьев являются признаками ксероморфности в этой секции, но устьица занимают надэпидермальное положение.

Секция *Mesocentron* по структуре узла приближается к примитивному типу. Листовой след трехлакунный, трех(пяти)пучковый, но быстрое включение листовых пучков в симподиальные есть признак прогресса. Показательно также и сплошное камбиальное кольцо в стебле. Устьица аномоцитного и анизоцитного типа, ткани коры развиты средне. Эпидермальный аппарат проявляет признаки ксероморфности.

В секции *Microlophus* встречается целый ряд признаков ксероморфности, затрагивающих механический индекс, степень «проветриваемости» и др. Листья дорзовентральные, листовой след трех(пяти)лакунный, многопучковый. Тип устьиц — смешанный аномоцитно-анизоцитный.

На основании вышеизложенного нами была сделана попытка найти связь между отдельными структурными типами рода (см. схему). Листовостебельному структурному типу секции *Centaurium* мы отводим место, близкое к гипотетической первоначальной форме. Основанием этому служат мезоморфность, более примитивный тип черешка, наличие перифферийных сердцевинных выделительных каналов и колленхимного гиподермального кольца. Аналогичная колленхимная гиподерма была установлена и у *Serratula* L. (*S. tinctoria* L.), где также наблюдается некоторая тенденция к адаксиальному отклонению пучков в основании черешка, а как известно, *Serratula* принимается за исходную форму, от которой идут линии развития *Centaurea* (Dittrich, 1968). Из исходной формы может быть выделена секция *Psephellus*, где сохранилась комплексная примитивность узла: трех(пяти)лакунный, трех(много)пучковый листовой след. *Jacea*, *Phalolepis* и *Acrolophus* связаны с *Psephellus*, причем признаки ксе-



Филогенетическая схема рода *Centaurea* на основе данных анатомии листа и стебля.

роморфности усиливаются в последней секции. Секция *Mesocentron* находится в прямой связи с секцией *Psephellus* (трехлакунный, трехпучковый листовой след, кроме того, здесь отмечен такой признак, как камбиальное кольцо в стебле).

Секция *Cyanus* по строению узла также примыкает к секции *Psephellus*. Секция *Acrocentron* отклоняется в сторону многолакунности и наиболее сильно выраженной ксероморфности. Трудно определить, какое место в схеме занимает секция *Microlophus*, которую характеризует наличие склереид и гиподермы в черешке; листовой след здесь переходного типа — трех(пяти)лакунный, многопучковый.

Предложенная нами схема возможных анатомических связей по основным линиям совпадает со схемами Вагенитца (Wagenitz, 1955) и Дитриха (Dittrich, 1968), построенными на основе пыльцы и плодов, и безусловно в дальнейшем может исправляться и развиваться, так как она основана только на анализе видов васильков, растущих в Болгарии.

В заключение автор выражает глубокую признательность А. А. Яценко-Хмелевскому за помощь и внимание к этой работе.

ЛИТЕРАТУРА

Б ы к о в а Н. Б. (1963). Анатомическое строение листа некоторых видов *Amygdalus* L. Бот. ж., 54, 11. — В а с и л е в с к а я В. К. (1965). Структурные приспособления растений жарких пустынь Средней Азии и Казахстана. Пробл. совр. бот., 11. — Д е л и п а в л о в Д., М. П о п о в а. (1965). Морфологични и анатомични проуч-

вания върху жълтоцъфтящите видове от р. *Lilium* в България. Науч. тр. ВСИ им. В. Коларов, XIV, 1. — Завалишина С. Ф. (1947). Теория листовых следов Грависа в применении к роду *Pisum*. Дисс. — Нинова Д. (1973). Сравнительно-анатомическое исследование васильков Болгарии. I. Эпидерма и устьичный аппарат. Бот. ж., 58, 9. — Нинова Д. (1978). Сравнительно-анатомическое исследование васильков Болгарии. II. Лист., стебель, листовой след. Бот. ж., 63, 3. — Стоянов Б., Б. Стефанов, Б. Китанов. (1967). Флора на България, IV изд. София. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. — Туманян С. А. (1963). Анатомия листа двудольных и ее значение для систематики. Изв. АН Арм. ССР, 16, 11. — Шабес Л. К. (1967). Анатомическое строение вегетативных органов и семян у видов сверции (*Swertia* L.) и его значение для систематики рода. Канд. дисс. — Dittrich W. (1968). Karpologische Untersuchungen zur Systematik von *Centaurea* und verwandten Gattungen. Bot. Jahrb., 88 : 70—122, 123—162. — Metcalfe C. R., L. Chalk. (1950). Anatomy of the Dicotyledons. 1—11. Oxford. — Sinnot E. W. (1914). Investigation on the phylogeny of the Angiosperms. I. The anatomy of the node as an aid in the classification of Angiosperms. Amer. J. Bot., 1. — Stojanoff N., B. Achtaroff. (1935). Studien über die Centaureen bulgariens. — Wagenitz G. (1955). Pollenmorphologie und Systematik in der Gattung *Gentaurea* L. Flora, 142. — Watson R. W. (1942). The effects of cuticular hardening on the form of epidermal cells. New Phytologist, 41. — Worsdell W. S. (1908). A study of the vascular system in certain orders of the Ranales. Ann. Bot. Lond., 22.

Пловдивский университет
им. Паисия Хилендарского,
Болгария.

Получено 30 III 1977.

УДК 581.4 : 581.43 (571.511)

А. Д. Виталь

СТРОЕНИЕ ПОДЗЕМНЫХ ОРГАНОВ НЕКОТОРЫХ РАСТЕНИЙ ЗАПАДНОГО ТАЙМЫРА (ОКРЕСТНОСТИ ПОСЕЛКА ТАРЕЯ)

A. D. VITAL. CONSTITUTION OF THE UNDERGROUND ORGANS OF SOME WESTERN TAYMUR PLANTS (IN THE VICINITY OF THE VILLAGE TAREA)

Изучены подземные органы некоторых растений — доминантов тундровых и болотных сообществ, представителей тундрового разнотравья, а также некоторых пионеров зарастания эродированных склонов береговых откосов. Выяснилось, что общий характер системы подземных органов сохраняется у каждого вида независимо от условий местообитания. Различия обнаруживаются лишь в глубине проникновения корней. У большинства исследованных растений корни придаточные, отходящие от корневищ того или иного строения. На стадии открытых группировок эродированные склоны заселяются видами с различным строением подземных органов, в расположении которых заметны следы медленного сползания растений вниз по склону.

Задачи использования растительных ресурсов тундры и восстановления растительного покрова, нарушенного человеком в связи с хозяйственным освоением районов Крайнего Севера, невозможно решать без глубокого знания биологических особенностей тундровых растений. Б. А. Тихомиров (1963) отметил, что изучение подземных частей арктических растений — один из первоочередных вопросов этой проблемы, требующий решения.

Обширная ризологическая литература посвящена в основном аридным областям и лесной зоне. На Севере подобных исследований до сих пор проводилось недостаточно. Б. Н. Городков (1930, 1932, 1935), исходя из теории физиологической сухости, считал, что корневые системы северных растений расположены поверхностно и проникают в почву неглубоко. Однако позднее рядом исследователей (Григорьева, 1950; Тыртиков, 1951а, б; Дадыкин, 1952; Серебряков, 1952, 1962; Коровин, Дохунаев, 1954; Bliss, 1956; Дохунаев, 1958; Полозова, 1970) было установлено, что корни некоторых травянистых растений способны развиваться близ поверхности вечной мерзлоты и даже проникать на некоторую глубину

в мерзлую толщу. При этом кончики корней остаются живыми и в них в течение лета накапливается крахмал (Григорьева, 1950).

Изучением корневых систем арктических растений занимался также В. А. Гаврилюк (1960, 1966). Он установил у них повышенную способность к образованию придаточных корней. Корневые системы растений различных районов Севера изучали также Б. А. Юрцев (1959) и Н. Г. Солоневич (1970).

Целью наших исследований было изучение морфологии подземных органов возможно большего числа видов арктических растений для построения классификации их корневых систем, подобной разработанной В. Н. Голубевым (1962) для растений центральной лесостепи. Настоящее сообщение о строении подземных органов 11 видов флоры района пос. Тарея [1] является начальным этапом этих исследований. Работа была проведена на Таймырском биогеоценологическом стационаре АН СССР в районе указанного поселка на правобережье р. Пясины. Природные условия стационара подробно описаны в двух выпусках его трудов (Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность, 1971, 1973).

В своих исследованиях мы взяли за основу методику М. С. Шалыта (1960), т. е. горизонтальную раскопку корневых систем и изучение их траншейным методом с постепенным тщательным препарированием подземных органов растений. Однако из-за близкого залегания вечной мерзлоты траншеи получались неглубокие и иногда приходилось устраивать отвод накапливающихся талых вод. Препарирование производили изогнутым пинцетом и узкими металлическими пластинками. В процессе этой работы проводили описание и грубое измерение корней (сантиметровой лентой), их зарисовку или фотографирование. Затем всю систему подземных органов извлекали и каждый корень (заложенный под стекло или его контактный фотоотпечаток) тщательно измеряли курвиметром. Определяли общую длину корней и подсчитывали число корней каждого порядка.

Для установления подземных связей между отдельными побегами разных порядков в пределах одного куста для некоторых видов брали небольшие монолиты почвы и производили их отмывку.

Подробно из различных местообитаний были изучены подземные органы представителей тундрового разнотравья — *Valeriana capitata* Pall., *Lagotis minor* (Willd.) Standl., *Saxifraga punctata* L. и доминанта большинства сообществ в окрестностях стационара *Carex ensifolia* (Turcz. ex Gorodk.) V. Krecz. ssp. *arctisibirica* Jurtz. Попутно были частично изучены *Ranunculus nivalis* L. и *Carex stans* Drej.

Кроме того, мы исследовали строение подземных органов некоторых растений — пионеров зарастания крутого эродированного склона коренного берега р. Пясины: *Tripleurospermum phaeocephalum* (Rupr.) Pobed., *Artemisia tilesii* Ledeb., *Thlaspi cochleariforme* DC., *Androsace septentrionalis* L., *Oxyria digyna* (L.) Hill.

Valeriana capitata предпочитает умеренно увлажненные замоховелые местообитания с торфянистыми или гумусированными почвами, хотя встречается и на прибрежных отмелях в пойме р. Пясины.

Для сравнения мы рассмотрели системы подземных органов валерианы из двух различных местообитаний: на относительно сухом приподнятом торфяном полигоне в болотно-тундровом полигональном комплексе (по Матвеевой и др., 1973) вблизи верховья ручья, впадающего в Пясину, и в верхней части склона коренного правого берега Пясины на расширенном замоховелом днище ложбины.

Первое местообитание. Поверхность полигона мелкобугорковатая, высота бугорков 10—20, диаметр 20—30 см. Почва болотно-тундровая, торфянисто-глеевая (по Игнатенко, 1971) со средней мощ-

[1] Автор приносит благодарность Т. Г. Полозовой и Р. П. Барыкиной за консультации при написании данной статьи, а также А. П. Сушкиной — за большую помощь в сборе полевого материала.

ностью торфянистого горизонта 16 и залеганием мерзлоты на глубине 25 см. В кустарничково-моховом сообществе полигона доминируют *Salix reptans*, *Dryas punctata*, *Poa arctica* и единично встречаются *Valeriana capitata*, *Saxifraga punctata* и другие представители разнотравья.

Второе местообитание. Нанорельеф днища ложбины ступенчатый, но солифлюкционные микротеррасы нерезко выражены (высота 10—30 см); они сглажены, так как днище расширено и представляет собой заросшее ложе старого оползня. Почва тундрово-дерновая, слабооглеенная (по Игнатенко, 1973), мощность гумусового горизонта в среднем 18 см, мерзлота в зависимоти от нанорельефа залегает на глубине от 54 до 62 см. Днище ложбины занято злаково-разнотравно-моховой группировкой (по Матвеевой и др., 1973) со сплошным покровом зеленых мхов и разбросанными по нему представителями злаков, бобовых, кустарничков и разнотравья. Среди последних наиболее значительного обилия достигают *Valeriana capitata*, *Saxifraga punctata* и *S. hirculus*.

Несмотря на различия в местообитаниях, характер расположения подземных органов валерианы в обоих случаях оказался сходным.

Куртина валерианы представлена несколькими надземными побегами и разветвленным корневищем, из пазушных почек которого образуются надземные побеги. Короткие (2—3 см дл.) и тонкие (1—1.5 мм в диам.) ответвления корневища лишены придаточных корней. В основании каждого надземного побега формируется более толстое (3—5 мм) многолетнее корневище с ничтожными приростами. Длина его колеблется от 3 до 8 см. Основная часть его залегает на глубине 2—5 см на границе моховой дернины и органогенного горизонта. Близ перехода в надземную часть корневище становится ортотропным на протяжении около 2 см, ниже оно наклонное или почти горизонтальное. От корневища, несущего надземный побег, на всем его протяжении в радиальном направлении отходят белые шнуровидные придаточные корни. Диаметр их близ места отхождения от корневища около 1.5 мм, к верхушкам корни постепенно утончаются. Корни, отходящие от верхней части корневища, направлены вначале наклонно вниз под углом 45° к поверхности мохового покрова. Глубже они постепенно все более изменяют свое направление вплоть до почти горизонтального. Отходящие от горизонтальной части корневища корни распространяются почти горизонтально. Они слегка извилисты. Среди корней, отходящих от верхней и средней частей корневища, встречаются отдельные молодые корни длиной 5—10 см, имеющие одинаковую на всем протяжении толщину и лишенные боковых ответвлений. Большинство удлиненных, ростовых или скелетных (Серебряков, 1952) корней достигает длины 45—60 см (в отдельных случаях 120 см). Число их у разных особей, по нашим данным, колеблется от 20 до 27. Общая длина корней у одного экземпляра может достигать 8—10 м. Обычно такие скелетные корни независимо от уровня залегания мерзлоты не проникают глубже 5—10 см и располагаются почти параллельно поверхности мохового покрова. Лишь у одного экземпляра валерианы на днище ложбины нами обнаружены отдельные части некоторых корней на глубине 20 см. Скелетные придаточные корни несут в своей средней части довольно многочисленные всасывающие корни (Серебряков, 1952), более тонкие и ветвящиеся до 3—4-го порядков. Боковые корни 2-го порядка достигают длины 5—15 см (иногда до 20); вместе со своими ответвлениями следующих порядков они пронизывают органический горизонт почвы во всех направлениях, в том числе распространяясь вертикально вверх и доходя до живой части моховой дернины. Число боковых корней всех порядков может достигать у одного экземпляра 700—800, общая длина их колеблется от 15 до 17 м.

Таким образом, во всех вскрытых нами корневых системах валерианы независимо от местообитания и, следовательно, от уровня залегания мерзлоты обнаружена интересная закономерность в расположении скелетных придаточных корней. Эти корни простираются почти параллельно поверхности мохового покрова на глубине 5—10 см и повторяют все из-

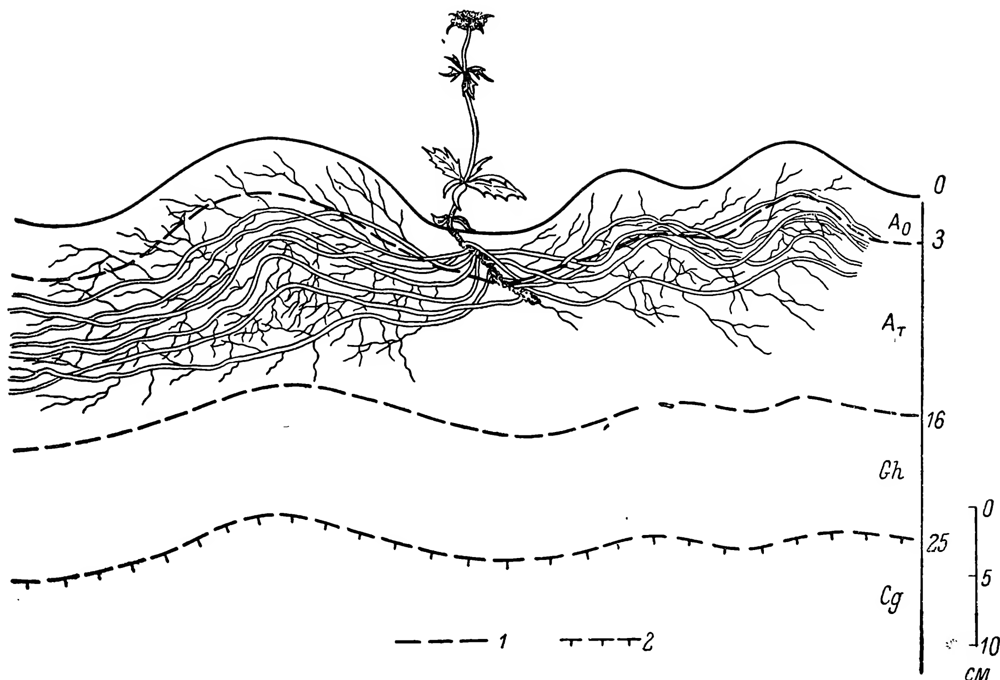


Рис. 1. Схема расположения корней *Valeriana capitata* Pall. в вертикальном разрезе почвы.

A_0 — моховая дернина, $A_т$ — торфянистый горизонт, *Gh* — глеевый горизонт, *Cg* — мерзлая толща; *1* — граница между почвенными горизонтами, *2* — верхняя граница вечной мерзлоты.

гибы нанорельефа (рис. 1). Подобное явление отмечено А. П. Тыртиковым (1951а, б) у корней лиственницы на северном пределе ее произрастания и названо им «положительным термотропизмом», а также Т. Г. Полозовой (1964) у корней карликовой березки в сильно увлажненных местообитаниях. Хотя факторы такого роста, указываемые этими авторами, различны (в первом случае — низкие температуры почвы, во втором — переувлажненность), действие их на корни растений сходно: корни избегают неблагоприятных условий субстрата и располагаются там, где они более благоприятны. Мы разделяем эту точку зрения относительно корней валерианы.

Saxifraga punctata была изучена нами в тех же местообитаниях, что и валериана, а также на заболоченном днище распадка и на валике полигонального болота.

Подземные органы камнеломки точечной представляют собой разветвленную систему горизонтальных и вертикальных корневищ бело-кремового цвета с чешуевидными листьями и ярко-розовыми пазушными почками (длина междоузлий 1—2 см) и придаточных корней. Горизонтальные корневища залегают на глубине 2—5 см. Часть корневищ 2-го порядка принимает ортотропное направление и растет в толще мхов. При выходе на дневную поверхность они превращаются в надземные побеги. Последние могут образовываться и при загибании кверху верхушек горизонтальных корневищ 1-го порядка. После образования надземного побега корневище начинает развиваться как укороченное и дает ничтожные приросты. Это корневище светло-бурого цвета и более толстое (3—5 мм), чем удлиненные побеги корневища, служащие для вегетативного разрастания. На укороченном корневище располагаются красновато-бурые остатки черешков листьев прошлых лет, что свидетельствует о постепенном погребении его нарастающей моховой дерниной. В случае отмирания надземного побега в результате каких-либо причин на корневище раскрывается сразу несколько почек, дающих начало горизонтальным корневищам, расходящимся радиально (рис. 2).

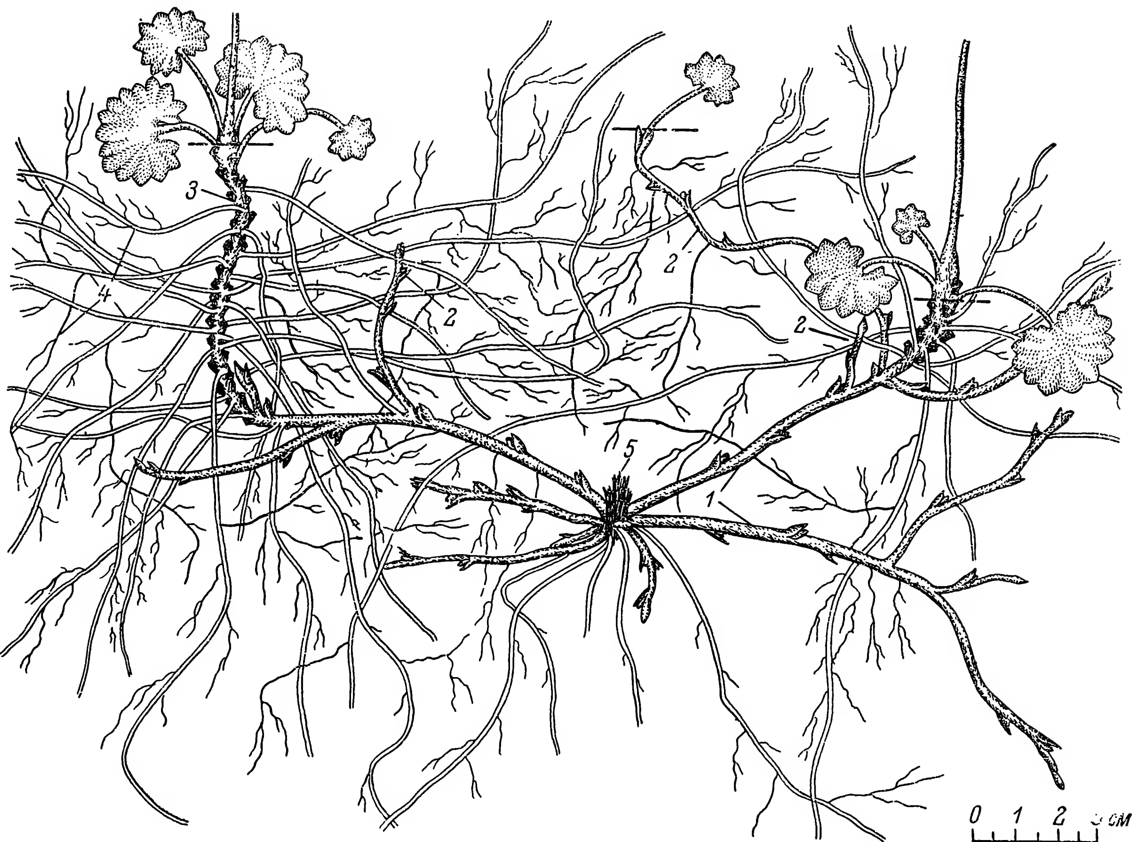


Рис. 2. Расположение подземных органов *Saxifraga punctata* L., горизонтальная раскопка, глубина 3 см.

Штриховой линией показана поверхность мохового покрова. *1* — горизонтальные корневища; *2* — вертикальные корневища 2-го порядка, дающие начало надземным побегам; *3* — укороченные корневища с остатками черешков надземных листьев; *4* — придаточные корни; *5* — остаток отмершего надземного побега.

От укороченного корневища радиально расходятся скелетные придаточные корни. Толщина их от 1 до 1.5 мм, длина 30—40 см. Они расположены в почве почти горизонтально или слегка наклонно. Число их у надземного побега может достигать 30, общая длина —4—6 м. Иногда скелетные корни разветвляются на два почти равных по длине и толщине.

На всем протяжении от скелетных корней отходят тонкие всасывающие корни, ветвящиеся до 3—4-го порядков. Направлены они во все стороны, в том числе вертикально вверх и проникают в живую часть моховой дернины. Их кончики красные. Длина боковых корней всех порядков у одного надземного побега 8—10 м.

Часть скелетных придаточных корней камнеломки может повторять на глубине 8—13 см форму нанорельефа, но это не выражено столь отчетливо, как у валерианы. На полигонах тундрово-болотного комплекса и на валиках полигональных болот корни камнеломки не выходят за пределы торфянистого горизонта. В ложбине же на склоне коренного берега Пясины и на днище глубокого распадка они входят в минеральную часть почвы, но вечной мерзлоты не достигают. Сходные данные о распространении корней этой камнеломки приводит И. Г. Серебряков (1960).

Lagotis minor довольно обилен в сырых замоховелых днищах распадков с долго залеживающимся снегом, а также на слабозадернованных аллювиальных песчаных почвах в долине Пясины и ее мелких притоков.

Для сравнения были выбраны растения в трех местообитаниях.

Первое местообитание. Короткий распадок с плоским днищем, имеющим уклон северо-восточной экспозиции, расположенный близ устья ручья, впадающего в Пясину. Нижняя часть распадка на короткое время заливается водами Пясины. Почвы песчаные, слоистые, подстилаемые темно-серым суглинком с гравием, с глубиной залегания мерзлоты 65 см. Мы изучали экземпляры *L. minor* из нижней части распадка в разреженной заросли *Carex stans* с отдельными представителями разнотравья.

Второе местообитание. Верхняя часть того же распадка, уже не подверженная влиянию половодья, с глубиной залегания мерзлоты 74 см, в разреженной кассиопово-моховой группировке с единичными представителями разнотравья.

Третье местообитание. Заболоченное днище довольно узкого распадка с уклоном северо-западной экспозиции. Почва тундрово-дерновая глееватая (по Игнатенко, 1973), мерзлота залегает на глубине 52 см. Здесь особенно долго залеживается снег (до конца июля) и развитие растений запаздывает. Ассоциация разнотравно-осоково-моховая.

Лаготис относится к короткокорневищным растениям (по классификации И. Г. Серебрякова, 1962). Во взрослом состоянии у каждой особи имеется короткое (3—8 см) и слегка утолщенное (5—7 мм) корневище светло-бурого цвета, слегка извилистое. В почве оно обычно располагается наклонно на глубине около 5 см. Боковых ответвлений корневища нами нигде не было замечено. Так, у двух выросших рядом растений (их центры находились на расстоянии 36 см друг от друга) в подземной сфере довольно густо переплетались корни, но никакого связующего побега они не имели (рис. 3).

От корневища радиально расходятся желтоватые шнуровидные придаточные корни толщиной около 2 мм. На расстоянии до 25 см от центра растения они простираются почти горизонтально или пологонаклонно и образуют правильную звездообразную фигуру (рис. 3). Затем они начинают постепенно углубляться и на расстоянии 30 см от центра растения круто, почти вертикально уходят вниз, слабо извиваясь (рис. 4). На глубине 40—50 см в песчаных почвах и около 30 см в суглинистых корни изменяют свое положение на почти горизонтальное или наклонное, часто направляясь в сторону центра растения. Отдельные из этих скелетных корней в песчаной почве достигают уровня мерзлоты (74 см), но не углубляются в нее. В суглинистой почве заболоченного распадка большинство



Рис. 3. Начальный этап вскрытия подземных органов двух особей *Lagotis minor* (Willd.) Standl., горизонтальная раскопка, глубина 5—7 см, каждый корень этикетирован. (Фот. А. П. Сушкиной).

корней оканчивается на глубине 30—35 см в верхней части надмерзлотного водоносного горизонта, не подходя близко к уровню мерзлоты. На границе с водоносным горизонтом (глубина 28—30 см) на корнях образуются чехлы железистых конкреций.

Количество скелетных придаточных корней во всех изученных местообитаниях у разных особей *L. minor* колеблется от 30 до 36. Длина одного корня в песчаных почвах от 45 до 80 см, на заболоченных суглинистых — от 35 до 60 см. Общая длина их у одного экземпляра от 9 до 12.5 м.

От скелетных корней отходят многочисленные боковые всасывающие, особенно обильные на вертикальной части первых. Они более тонкие, чем скелетные, ветвятся до 2—3-го порядков и достигают длины от нескольких сантиметров до 15—20. Общая длина боковых корней всех порядков у одного экземпляра колеблется от 23 до 34 м.

Таким образом, общий характер корневой системы у *L. minor* в разных местообитаниях одинаков — скелетные придаточные корни образуют в почве фигуру, похожую на колокол с загнутыми внутрь краями (рис. 4). Имеются различия лишь в глубине проникновения корней: в более легких, сухих и глубже протаивающих песчаных почвах корни распространяются на бо́льшую глубину, чем в более холодных и мокрых суглинистых.

В распадке с песчаными почвами нами были вскрыты также подземные органы *Carex stans* и *Ranunculus nivalis*.

У ***Carex stans*** на глубине 3—5 см обнаруживается система горизонтальных разветвленных корневищ, связывающих многочисленные надземные побеги. Корневища эти светло-бурого цвета, диаметром 3—6 мм, прочные и эластичные. От основания каждого надземного побега под острым углом к его вертикальной оси вниз отходит пучок светло-коричневых шнуровидных придаточных скелетных корней диаметром около 2 мм, с обильными боковыми корнями, ветвящимися до 3—4-го порядков. На глубине около 40 см скелетные корни направляются более полого и оканчиваются близ уровня мерзлоты, не входя в ее толщу. Последнее наблюдал также Серебряков (1960).

Ranunculus nivalis обладает очень укороченным (0.5—1 см в длину и в толщину) белым, слегка мясистым корневищем, залегающим на глубине 2—3 см. От него радиально расходятся ярко-белые довольно ломкие придаточные корни. На протяжении 10—20 см они идут почти параллельно поверхности субстрата, затем на отрезке около 5 см начинают постепенно углубляться, после чего уходят вертикально вниз до глубины 30—40 см. Вблизи верхушки корни снова изменяют свое положение и становятся почти горизонтальными. До уровня мерзлоты они не доходят.

Мы изучали также систему подземных органов самого распространенного в районе, доминирующего во всех тундровых сообществах растения — *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*. Были выбраны растения в двух близко расположенных местообитаниях с разным уровнем залегания мерзлоты.

П е р в о е м е с т о о б и т а н и е находится в 100 м от бровки коренного берега Пясины и представляет собой плоскобугристую переходную к мелкополигональной (по Матвеевой и др., 1973) ивово-дриадово-осоково-моховую тундру с оторфованной глееватой супесчаной почвой. Микрогруппировки поверхности бугров (высотой 10—20 см и диаметром около 1 м) и окружающих их западин почти не различаются. Под буграми мерзлота залегает на глубине 37, под западинами — 23 см.

В т о р о е местообитание находится непосредственно на бровке коренного берега (в месте перегиба его поверхности) с уклоном около 5° к югу. По сравнению с предыдущим местообитание более дренированное. Почва дерновая песчано-супесчаная, мерзлота залегает на глубине 70 см. Ассоциация аналогична предыдущей, но с бо́льшим обилием *Dryas punctata*.

Строение подземных органов осоки в обоих местообитаниях довольно сходное. Горизонтально залегающее на глубине 5—10 см, сильно разветвленное корневище *Carex ensifolia* представляет собой систему симподиально ветвящихся, дуговидно изогнутых побегов, покрытых бурыми

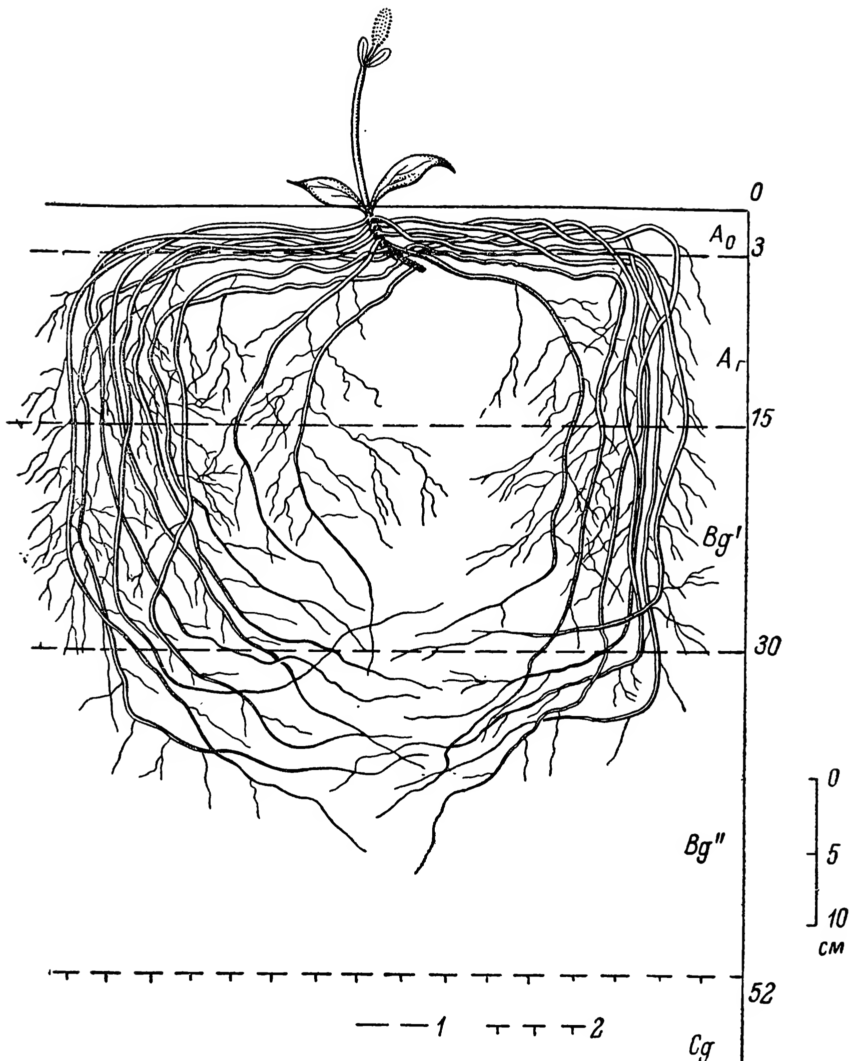


Рис. 4. Схема расположения корней *Lagotis minor* (Willd.) Standl. в вертикальном разрезе почвы.

A_0 — моховая дернина, $A_г$ — гумусированный горизонт, Bg' — слабооглеенный горизонт, Bg'' — слабооглеенный тиксотропный (плывунный) горизонт, Cg — мерзлая толща. *1, 2* — то же, что на рис. 1.

влагалищами листьев. Длина таких побегов 7—10 см. Как правило, они дают начало новым надземным побегам, от основания которых отходит пучок, состоящий из 10—15 коричневых придаточных корней; от последних в свою очередь отходят многочисленные боковые, тонкие корни, ветвящиеся до 4—6-го порядков, образующие в почве сплошной войлок. Диаметр скелетных корней у их основания 2—2.5 мм, к верхушке они становятся тоньше. Эти корни идут вниз вначале под довольно острым углом к вертикальной оси надземного побега. В нижних слоях почвы они становятся более пологими; часть их доходит почти до уровня мерзлоты, достигает его, а некоторые корни входят в толщу мерзлоты. Мерзлая супесь в первом местообитании осоки имеет мелкосетчатую криогенную текстуру (по Данилову и др., 1971), образованную тонкими (3—5 мм) ледяными прослойками. Корни входят в ячейки между вертикальными ледяными прослойками и проникают на глубину около 3 см. Во втором местообитании некоторые корни осоки также входят в мерзлую песчано-супесчаную толщу, но последняя обладает массивной криогенной тексту-

рой, т. е. лед равномерно распределен между песчаными частицами, поэтому нам не удалось проследить глубину проникновения корней в эту толщу.

Сравнение поведения *C. ensifolia* в описанных местообитаниях показало, что при близком залегании мерзлоты некоторые корни, приближаясь к ней, могут отклоняться, а другие корни своими концами проникают в мерзлую толщу. Однако и при более глубоком залегании вечной мерзлоты мы находили в ней концы корней осоки. Мы разделяем мнение И. Г. Серебрякова (1952, с. 367), который пишет: «. . .граница мерзлоты в разные годы не остается постоянной. . ., и говорить об активном проникновении корней в мерзлоту нет оснований». В течение периода роста корней уровень мерзлоты постоянно понижается и корни растут вслед за отступающей мерзлотой или оказываются в ее толще, если в год наблюдений протаивание оказалось меньше, чем в предыдущие.

Мы попытались проследить, какими видами зарастает обнаженная поверхность многолетнего оползня на склоне коренного правого берега Пясины и какова роль корневых систем этих растений в процессе задернения. Оползень произошел в верхней части крутого (30—40°) склона восточно-юго-восточной экспозиции. Обнажился темно-серый тяжелый суглинок, сухой до глубины 10—15 см, рыхлый и зернистый, а ниже — ореховатый, свежий; на глубине 25 см структура становится мелкопризматической; начиная с 30—40 см это темно-серая вязкая глина; уровень вечной мерзлоты находится на глубине 65 см. Группировка поселившихся на поверхности оползня растений открытая, очень разреженная. Доминирует *Tripleurospermum phaeocephalum*, довольно много также *Artemisia tilesii* и *Myosotis asiatica*; отдельными куртинами представлена *Thlaspi cochleariforme*; единично встречаются *Androsace septentrionalis*, *Oxyria digyna*, *Festuca* sp., *Papaver pulvinatum* и некоторые другие виды.

На этом склоне встречаются особи *Tripleurospermum phaeocephalum* во всех возрастных состояниях: от проростков с семядольными листочками и ювенильных особей с рыхлой розеткой из нескольких листьев до взрослых растений — вполне сформировавшихся кустов с многочисленными генеративными побегами. У ювенильных особей имеется главный корень, прямой, направленный перпендикулярно к поверхности склона, или дугообразный со слабо загибающейся вверх по склону верхушкой. Затем на главном корне появляются боковые; во взрослом вегетативном (прематурном) состоянии главный корень часто отмирает, а на корневой шейке появляются придаточные корни, длина и количество которых с возрастом увеличиваются. Взрослые особи с одним генеративным побегом имеют систему придаточных корней; многие из них направлены перпендикулярно поверхности склона или же вверх по склону, располагаясь на глубине 2—5 см от его поверхности. Мощный многолетний куст ромашки со многими генеративными побегами имеет сложную систему многочисленных придаточных корней, обильно ветвящихся и простирающихся в ширину на 60—70 см, глубина проникновения этих корней — 50—60 см.

На крутых слабозадернованных склонах в любой ботанико-географической зоне растения под влиянием смещения субстрата постепенно сползают вниз. В тундре этот процесс усугубляется солифлюкцией. В результате корни растений оказываются загнутыми в противоположную сторону, т. е. вверх по склону; некоторые же корни активно растут вверх, что является приспособлением к удержанию растения на месте. Подобные явления на крутых склонах отмечены А. П. Стешенко (1969) для высокогорий Памира. У всех рассмотренных нами видов на описываемом склоне следы такого смещения видны даже в самом раннем возрасте.

У ***Artemisia tilesii*** на ранних стадиях развития строение и расположение корней сходны с таковыми у ромашки. Молодые особи имеют хорошо развитый главный корень, простирающийся параллельно поверхности склона на глубине 5—10 см; верхушка его расположена выше надземного побега — это тоже результат сползания растения. От главного

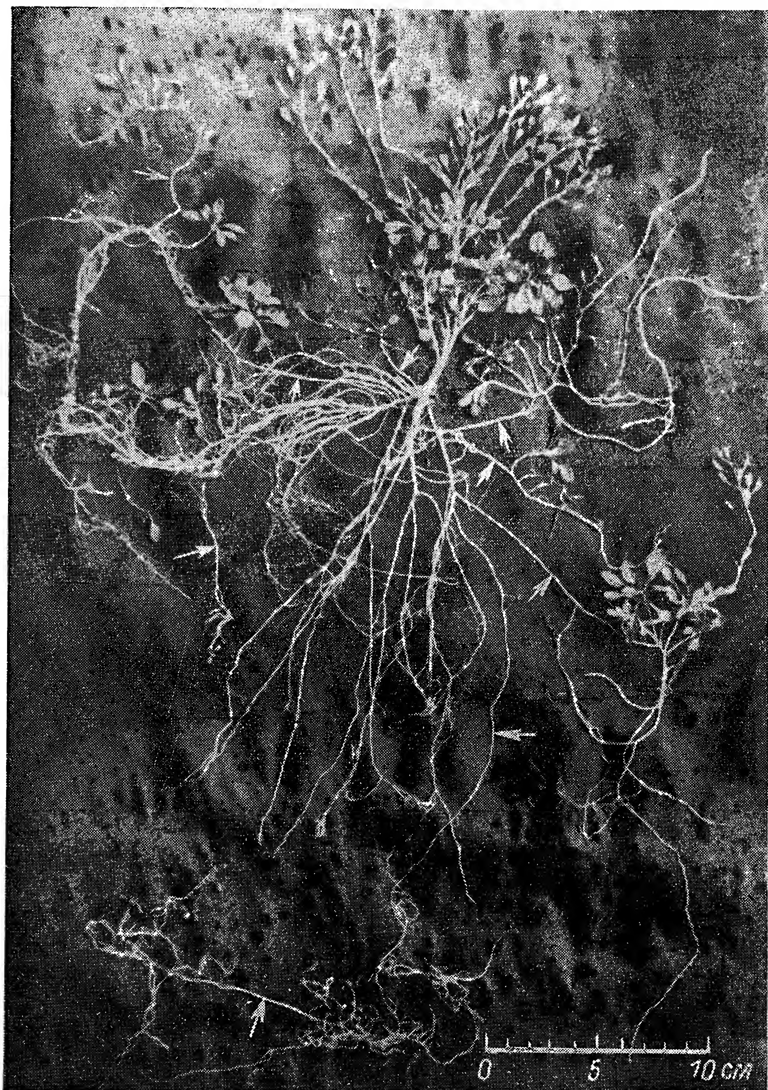


Рис. 5. Извлеченная из субстрата система подземных органов *Thlaspi cochleariforme* DC. вместе с надземными побегами (Фот. А. П. Сушкиной).

В центре расположен первичный куст с разветвленным каудексом, переходящим в короткий, сильноразветвленный главный корень. *Стрелками* показаны корни размножения, дающие начало новым надземным побегам.

корня близ его основания отходят многочисленные боковые, располагающиеся горизонтально или также загибающиеся вверх по склону. Они ветвятся до 2—3-го порядков. Длина боковых корней 2-го порядка колеблется от 20 до 50 см. В более позднем возрасте главный корень отмирает, появляется система длинных корневищ и придаточных корней.

Androsace septentrionalis имеет главный корень 10—15 см длины с многочисленными волосовидными боковыми ответвлениями 3—4-го порядков.

Найден также молодой вегетирующий экземпляр *Oxyria digyna* со стержневым корнем длиной 25 см. От него отходили довольно многочисленные боковые, достигавшие 3—7 см длины каждый и ветвящиеся до 2—3-го порядков.

У рассмотренных нами экземпляров *A. septentrionalis* и *O. digyna* также заметны следы смещения вниз по склону: их главные корни дугообразные, концы их располагаются по склону выше, чем основания.

Thlaspi cochleariforme — корнеотпрысковое растение, образует куртинки разного возраста. При раскопке был обнаружен первичный куст с 4—6 скелетными побегами, подземные части которого представляли разветвленный каудекс (см. Серебряков, 1962), который на глубине 3 см переходил в горизонтально расположенный сильноветвящийся главный корень. Вблизи основания от него отходили несколько тонких (около 1 мм) боковых корней, достигающих длины 20—45 см. Боковые корни ветвятся до 4—5-го порядков, давая начало многочисленным волосовидным всасывающим корням. Ответвления 2-го и 3-го порядков служили местом заложения придаточных почек, развивающихся в корневые отпрыски. Эти боковые корни являются, следовательно, «корнями размножения» (Серебряков, 1962). Длина их колеблется от 5—10 до 20—30 см. Из придаточных почек последовательно на расстоянии 0.5—1 см друг от друга или в виде пучка по 4—5 развиваются короткие вертикальные побеги. Их надземные части имеют вид розеточных побегов, снабженных собственной корневой системой. Вся система подземных органов ярутки (каудекса, главного корня, боковых корней всех порядков) расположена не глубже 15 см от поверхности почвы (рис. 5).

В результате исследования можно сделать следующие выводы.

1. Растения в окрестностях пос. Тарея (Западный Таймыр) различаются по глубине проникновения корней. У одних видов корневые системы располагаются очень поверхностно, почти не выходя за пределы органогенного горизонта и обладают положительным термотропизмом (*Valeriana capitata* и отчасти *Saxifraga punctata*), у других корни направляются под разными углами вниз, достигают уровня вечной мерзлоты или даже входят в ее толщу (*Carex stans*, *C. ensifolia* ssp. *arctisibirica*); корни третьей группы растений образуют в почве своеобразные фигуры (в виде колокола и т. п.), достигают значительной глубины, но до уровня вечной мерзлоты не доходят (*Lagotis minor*). Корневые системы остальных изученных видов обладают промежуточными признаками.

2. Каждый вид характеризуется определенным строением подземных органов, почти не зависящим от условий местообитания. Различия обнаруживаются в основном лишь в глубине проникновения корней.

3. У большинства изученных видов имеются корневища. Наиболее длинными и разветвленными корневищами обладают осоки, что обеспечивает легкость их вегетативного распространения и захват больших территорий.

Для некоторых представителей разнотравья характерно укороченное корневище (*Valeriana capitata*, *Saxifraga punctata*, *Lagotis minor*), наряду с этим у них могут быть и удлиненные корневища, служащие для расселения растения (*Saxifraga punctata*).

4. Большинство рассмотренных видов имеет значительное количество придаточных корней. Большая общая протяженность скелетных проводящих и боковых всасывающих корней (до 10 м и более) обеспечивает значительную площадь питания растения, что особенно важно в условиях тундровых почв, бедных питательными веществами.

5. Разреженные, открытые группировки зарастающих крутых эродированных склонов представлены растениями с различными подземными органами. Здесь встречаются как корневищные виды (*Artemisia tilesii*), так и кистекорневые (*Tripleurospermum phaeocephalum*), стержнекорневые (*Androsace septentrionalis*, *Oxyria digyna*), корнеотпрысковые (*Thlaspi cochleariforme*).

ЛИТЕРАТУРА

Гаврилюк В. А. (1960). О характере корневой системы некоторых кустарничков Чукотки. Изв. Сиб. отд. АН СССР, 4. — Гаврилюк В. А. (1966). К биологии растений юго-востока Чукотского полуострова. В кн.: Приспособление растений Арктики к условиям среды. Л. — Голубев В. Н. (1962). Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи. Тр. Центрально-черноземного гос. заповедн. им. проф. В. В. Алехина, VII. — Городков Б. Н. (1930). Вечная мерзлота и растительность. Матер. комиссии по изуч. естеств. произв. сил СССР, 80. — Городков Б. Н. (1932). Вечная мерзлота в северном крае. Тр. Совета

по изуч. произв. сил. сер. сев., 1. — Городков Б. Н. (1935). Растительность тундровой зоны СССР. — Григорьева В. Г. (1950). О накоплении крахмала в корнях, обнаруживаемых в мерзлой почве. ДАН СССР, 72, 6. — Дадыкин В. П. (1952). Особенности поведения растений на холодных почвах. — Данилов И. Д., А. И. Попов, Т. И. Смирнова. (1971). Геолого-геоморфологическое и мерзлотное строение района таймырского стационара в устье Тареи. В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Л. — Дохунаев В. Н. (1958). К экологии корневых систем некоторых растений Центральной Якутии (предварительное сообщение). Уч. зап. Якутск. унив., 4. — Игнатенко И. В. (1971). Почвы основных типов тундровых биогеоценозов Западного Таймыра (на примере стационара Ботанического института АН СССР). В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л. — Игнатенко И. В. (1973). Пояснительный текст к почвенной карте тундрового стационара Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. 2, Л. — Коровин А. И., В. Н. Дохунаев. (1954). Некоторые данные о проникновении в почву корневых систем дикой и культурной растительности в районе г. Якутска (предварительное сообщение). Уч. зап. Якутск. пед. и учител. инст., 3. — Матвеева Н. В., Т. Г. Полозова, Л. С. Благодатских, Е. В. Дорогостайская. (1973). Краткий очерк растительности Таймырского биогеоценологического стационара. В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность, 2. Л. — Полозова Т. Г. (1964). Корневая система карликовой березки *Betula nana* L. в восточно-европейской лесотундре. Бот. ж., 49, 3. — Полозова Т. Г. (1970). Биологические особенности *Eriophorum vaginatum* L. как кочкообразователя по наблюдениям в тундрах Западного Таймыра. Бот. ж., 55. 3. — Серебряков И. Г. (1952). Морфология вегетативных органов высших растений. — Серебряков И. Г. (1960). О распространении корневых систем некоторых арктических растений. Уч. зап. Моск. гор. пед. инст. им. В. П. Потемкина, 57. — Серебряков И. Г. (1962). Экологическая морфология растений. — Солоневич Н. Г. (1970). Эколого-биологическая характеристика растений. В кн.: Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение, 10. Л. — Стешенко А. П. (1969). Особенности строения подземных органов растений предельных высот произрастания на Памире. Пробл. бот., XI, Л. — Тихомиров Б. А. (1963). Очерки по биологии растений Арктики. — Тыртиков А. П. (1951а). Распределение корневых систем деревьев на северном пределе лесов. Вестн. МГУ, сер. физ.-мат. и естеств. наук, 6, 10. — Тыртиков А. П. (1951б). О термотропизме корней в природе. ДАН СССР, нов. сер., 78, 6. — Шалыт М. С. (1960). Методика изучения морфологии и экологии подземной части отдельных растений и растительных сообществ. В кн.: Полевая геоботаника, II. — Юрцев Б. А. (1959). Материалы к систематике арктических остролодочников. Бот. матер. гербария БИН АН СССР, 19. — Bliss L. C. (1956). A comparison of plant development in microenvironments of arctic and alpine tundras. Ecol. soc. of Amer. Ecol. monographs, 26, 4.

Московский
государственный университет.

Получено 16 IV 1976.

УДК 581.4 : 581.14 : 582.572.4

Л. К. Дзидзигури

СТРОЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ЛУКОВИЦЫ *ZEPHYRANTHES CANDIDA* HERB. (*AMARYLLIDACEAE*)

L. K. DZIDZIGURI. STRUCTURE AND DEVELOPMENT OF THE BULB IN *ZEPHYRANTHUS CANDIDA* HERB. (*AMARYLLIDACEAE*)

Приводятся новые данные по строению и развитию *Zephyranthes* на примере *Z. candida* Herb. Отмечено, что на второй год после посева в луковице закладывается цветонос и в дальнейшем формирование листьев и цветков происходит в определенной последовательности непрерывно. В период цветения каждое растение дает 2—3 цветка с интервалом в 15—20 дней, вследствие чего период цветения всей плантации растягивается на 2.5—3 месяца.

В связи с необходимостью расширения ассортимента цветущих растений курортной зоны Черноморского побережья Кавказа появилась потребность использования новых декоративных растений, которые бы существенно дополнили цветочное оформление курортной зоны. Одним из них является *Zephyranthes candida* Herb. Родина этого растения — Южная Америка: Аргентина, Ла-Платская низменность (Baker, 1888).

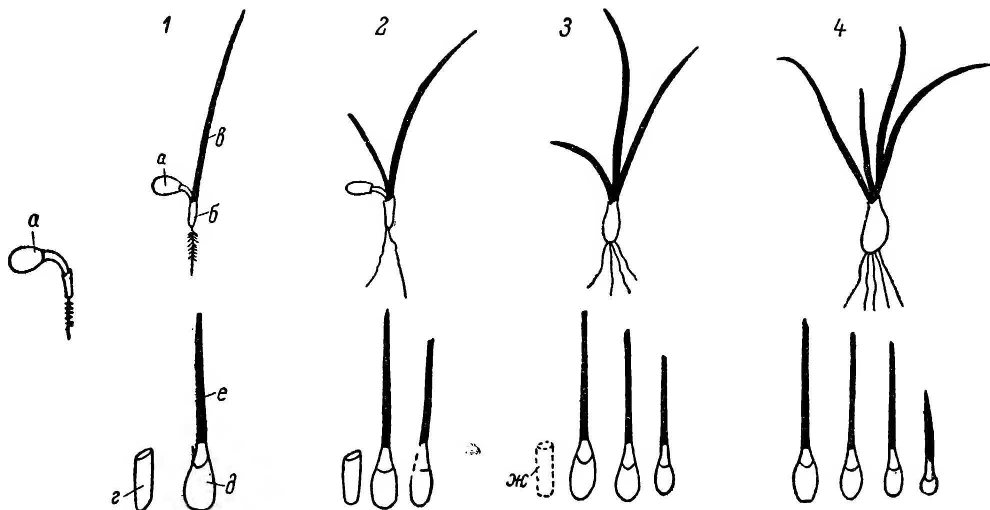


Рис. 1. Строение луковицы развивающегося проростка *Zephyranthes candida* в оранжерее.

1—4 — одно-четырехлистные проростки и строение их луковиц: *а* — семя, *б* — семядольное влагалище, *в* — первый лист, *г* — влагалищная чешуя, *д* — чешуя листового влагалища, *е* — пластинка листа, *ж* — отмершая чешуя.

Род *Zephyranthes* Herb. относится к сем. *Amaryllidaceae* St.-Hilaire, содержит около 50 видов, обитающих в теплых районах западного полушария. Представители этого рода — луковичные растения. Небольшая луковица несет 2—3 зеленых листа, а во время цветения сбоку пучка листьев из шейки луковицы появляется цветонос с одним цветком. Строение и развитие луковицы *Zephyranthes* почти не изучено, за исключением кратких сведений, приведенных в работе по амариллисовым З. Т. Артюшенко (1970).

Z. candida в массовом количестве был интродуцирован на Черноморское побережье Кавказа в 1936 г. в совхоз «Южные культуры» и в карантинный питомник в г. Поти.

Наиболее благоприятным для него оказались условия г. Поти, где влажный и теплый климат. Здесь он быстро размножился вегетативно и семенами, и ежегодно обильно и длительно цветет (с июля по октябрь). Его белые цветки создают сплошные цветущие ковры, а после цветения яркие зеленые блестящие листья, остающиеся весь год на растении, очень декоративны.

Мы решали два вопроса: каким образом осуществляется столь длительное цветение *Z. candida* и возможно ли интродуцировать другие декоративные виды этого рода на Черноморское побережье Кавказа?

Для выяснения этих вопросов необходимо было изучить строение и становление луковицы у имеющегося в нашем распоряжении *Z. candida* и других видов, а также испытать последние в условиях Черноморского побережья Кавказа. В настоящее время нами изучаются 8 новых видов.

Детальное исследование развития луковицы и поведения растения в течение ряда лет проводилось у *Z. candida* на учебно-экспериментальной базе кафедры декоративного садоводства, на территории Келасурского агрономического отделения учхоза «Эмера» Грузинского института субтропического хозяйства. Данные этих исследований и приводятся в настоящей статье.

Изучение развития проростков и строения их луковицы было начато в оранжерейных условиях после посева зрелых семян *Z. candida* в горшки. Тип прорастания у *Zephyranthes*, как и других амариллисовых, подземный, т. е. семядоля не выносится на поверхность, а остается в семени под землей.

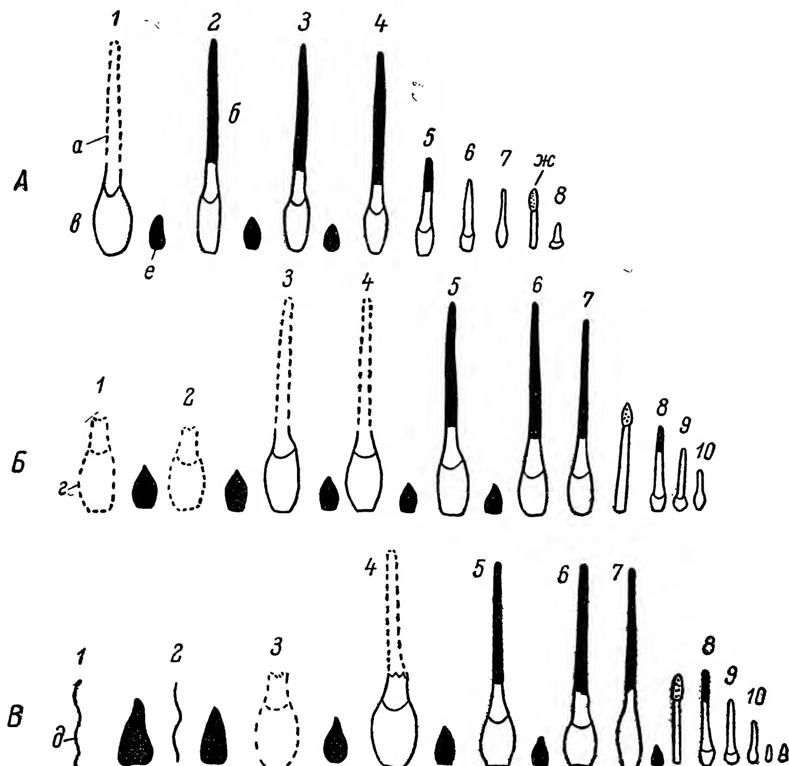


Рис. 2. Строение и развитие луковицы *Zephyranthes candida* в открытом грунте.

Сроки наблюдения луковицы: *А* — 27 VIII 1975, *Б* — 27 IX 1975, *В* — 12 III 1976. *1—10* — последовательно появляющиеся зеленые листья. *а* — отмершая пластинка листа, *б* — ассимилирующая листовая пластинка, *в* — сочная чешуя, *г* — отмирающая чешуя, *д* — опавшая чешуя, *е* — боковые луковицы, *ж* — цветонос с бутоном.

Через 9 дней после посева (в нашем опыте 15 XI 1974) появился первый зеленый лист; семядольное влагалище и особенно основание листа утолщаются вследствие поступления питательных веществ из зеленой ассимилирующей пластинки листа. Через 24 дня после первого появился второй зеленый лист, через 68 дней после него — третий и затем через 52 дня — четвертый. Основания всех зеленых листьев также разрастаются, плотно прижимаются друг к другу, формируя луковицу. Однако часть проростков к этому времени не успевает сформировать четвертый лист и остается в трехлистной фазе. В июне следующего года все проростки были высажены в открытый грунт. Строение луковицы развивающегося проростка до высадки в грунт представлено схематически на рис. 1.

В открытом грунте начинается процесс усиленного образования новых зачатков листьев, а у четырехлистных проростков уже в конце августа закладывается цветонос. В это время в пазухах листьев формируются боковые луковицы (детки). Таким образом, ветвление оси луковицы начинается на второй год после посева. Одновременно с заложением цветоноса пластинка первого листа отмирает, но базальная разросшаяся часть остается в виде белой мясистой чешуи.

В сентябре отмирает зеленая пластинка у всех четырех листьев, на смену которым появляются пластинки трех новых листьев; при этом в их пазухах также постепенно закладываются боковые луковицы. Помимо отмирания листовых пластинок, начинают отмирать и чешуи, т. е. оставшиеся основания листьев. По-видимому, накопленные в них питательные вещества расходуются на формирование боковых луковиц. Чешуи истощаются, в результате чего сморщиваются, засыхают и отваливаются, освобождая полностью боковые луковицы. В зимний период процесс

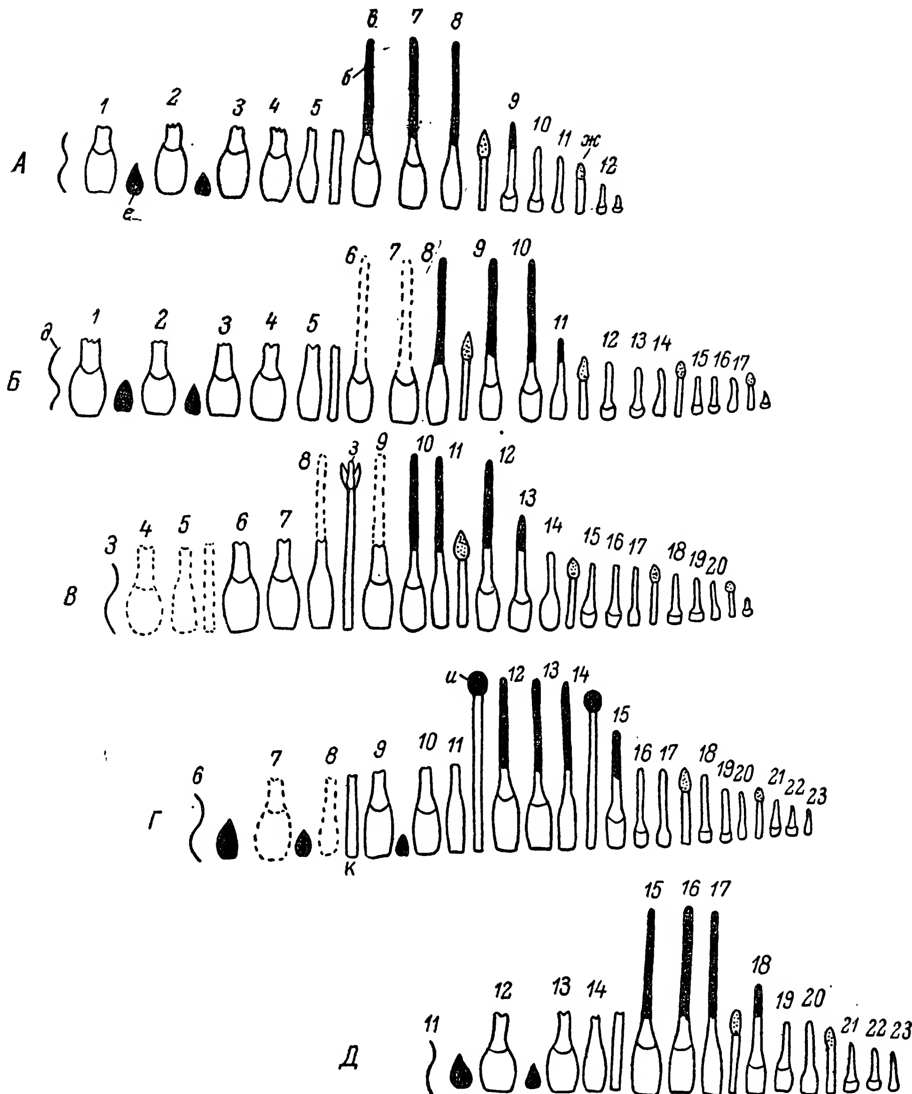


Рис. 3. Строение и развитие зрелой луковицы *Zephyranthes candida* в течение вегетационного периода.

Сроки наблюдения луковицы (1977 г.): *А* — 7 III, *Б* — 11 IV, *В* — 7 VIII, *Г* — 26 IX, *Д* — 27 X. *з* — цветок, *и* — плод, *к* — остаток цветоноса. Остальные обозначения, как на рис. 2.

образования новых зачатков протекает медленнее, чем в другие сезоны. В это время за счет отмирания наружной чешуи продолжают разрастаться боковые почки, иногда закладывается новая почка в пазухе очередного листа и образуются немногочисленные зачатки новых листьев.

Развитие и строение луковиц, высаженных в открытый грунт, представлены схематически на рис. 2.

В марте снова бурно протекает процесс образования новых зачатков листьев и цветоносов. С июля растение выбрасывает цветоносы и начинается цветение. С наступлением периода половой зрелости растения в луковице устанавливается структурное равновесие: с одной стороны, образование новых листьев и цветоносов и, с другой, их отмирание. При этом в весенний период луковица содержит определенное число чешуй, зеленых листьев и цветоносов. В период цветения и плодоношения это равновесие нарушается: чешуй отмирает больше, чем вновь образуется. Но уже в октябре деятельность конуса нарастания возобновляется и постепенно структурное равновесие восстанавливается.

Строение и развитие луковицы половозрелого растения представлено схематически на рис. 3.

Структурные особенности луковицы *Zephyranthes* состоят в следующем. Для образования первого цветоноса в луковице должно накопиться не менее четырех вполне развитых чешуй, предшествующих зеленым листьям. Из трех листьев растения два имеют замкнутые влагалища, из которых формируются туникатные чешуи (Федоров и др., 1962), а у одного листа, предшествующего цветку, влагалище незамкнутое с узкой чешуей. В образовании двух видов листьев в половозрелой луковице существует определенная закономерность: два листа с замкнутым основанием, один с незамкнутым и обязательно цветонос. Если по каким-либо причинам цветонос не образуется, не будет и листа с незамкнутым влагалищем. Таких циклов в луковице *Zephyranthes* наблюдается, как правило, 5. Но не все они реализуются в течение периода цветения текущего года. Обычно только три (реже четыре) из заложившихся в луковице цветков зацветают и плодоносят, остальные сохраняются на следующий год. Каждый очередной цветок появляется через 15—20 дней, продолжительность цветения каждого цветка 3—4 дня. И продолжительность цветения каждого цветка, и время их зацветания зависят в значительной степени от погодных условий. Так, после дождей цветки появляются сразу, в то время как сухая погода задерживает этот процесс. Таким образом, из каждой зрелой луковицы последовательно в период цветения (с июля по октябрь) образуется 3—4 цветка. Сроки зацветания первого и последующих цветков в разных луковицах неодновременны, и эта особенность развития *Zephyranthes* обеспечивает столь длительное цветение растений.

Исследования показали, что боковые луковицы вступают в период половой зрелости годом позже материнской. Боковых деток к этому времени образуется около 30, из них 5—6 уже начинают цвести. Первые цветки боковых луковиц раскрываются несколько позже первого цветка материнской луковицы. Таким образом, раскрывание цветков боковых луковиц происходит в интервалах между последовательным цветением цветков материнской луковицы. При этом цветение боковых луковиц также неодновременно: первыми образуют цветки самые крупные луковицы, заложившиеся в пазухе первого листа проростка, а затем последовательно и остальные.

Эта особенность развития луковиц и их цветения обеспечивает непрерывное и обильное цветение *Zephyranthes* в течение столь продолжительного времени, что имеет особо важное значение для декоративного цветоводства.

ЛИТЕРАТУРА

Артюшенко З. Т. (1970). Амариллисовые СССР. — Федоров Ал. А., М. Э. Кирпичников, З. Т. Артюшенко. (1962). Атлас по описательной морфологии высших растений. Стебель и корень. — Baker J. G. (1888). Handbook of the *Amaryllidaceae*.

Грузинский институт
субтропического хозяйства,
Сухуми.

Получено 16 IX 1977.

УДК 581.174.2 : 581.132

Г. А. Корнюшенко, И. В. Евдокимова, Н. В. Псурцева

ХАРАКТЕР ФОТОИНДУЦИРОВАННЫХ ПРЕВРАЩЕНИЙ КСАНТОФИЛЛОВ В ИЗОЛИРОВАННЫХ ХЛОРОПЛАСТАХ РАСТЕНИЙ, ВЫРОСШИХ ПРИ РАЗНОЙ ИНТЕНСИВНОСТИ СВЕТА

G. A. KORNJUSHENKO, I. V. EVDOKIMOVA, N. V. PSURTZEVA.
THE CHARACTER OF PHOTOINDUCED TRANSFORMATIONS OF XANTHOPHYLLS IN ISOLATED CHLOROPLASTS OF PLANTS GROWN UNDER CONDITIONS OF DIFFERENT LIGHT INTENSITY

Выясняются причины разбаланса реакции дезэпоксидации виолаксантина в изолированных хлоропластах. Установлено, что интенсивность света, при которой выращиваются растения, определенным образом сказывается на характере разбаланса указанной реакции в изолированных хлоропластах. Ход реакции нормализуется при введении в реакционную среду бычьего сывороточного альбумина (БСА).

Видимые изменения пигментов виолаксантинового цикла на свету, связанные с накоплением зеаксантина, свидетельствуют о преобладании скорости реакции дезэпоксидации над реакцией эпоксидации (Сапожников и др., 1971; Hager, 1975). Реакция дезэпоксидации состоит, как известно, в отщеплении эпоксидного кислорода от молекулы виолаксантина с образованием зеаксантина. В соответствии с этим в норме увеличение содержания зеаксантина на свету должно сопровождаться соответствующим уменьшением содержания виолаксантина. Однако изучение виолаксантинового цикла в различных экспериментальных условиях показало, что не всегда количественные изменения этих пигментов сбалансированы (Попова и др., 1964; Маслова, Попова, 1969; Попова, Рыжова, 1972). Так, нарушение баланса превращений пигментов наблюдается при температуре ниже 0° и при супероптимальных — выше 42° (Подинь, 1966; Бажанова и др., 1967; Бажанова, Геворкян, 1971), которые отрицательно сказываются на работе ферментов.

Труднее понять причину разбаланса в тех случаях, когда реакция осуществляется в физиологических условиях, но интенсивность света или экспозиция являются лимитирующими факторами. При этом направленность изменения содержания промежуточного пигмента виолаксантинового цикла — антераксантина, а также всех остальных ксантофиллов не позволяет объяснить причину указанного явления (Попова, Рыжова, 1972). Нарушение нормального хода реакции дезэпоксидации наблюдается также при становлении этой реакции у зеленеющих проростков (Попова О., 1971).

Все приведенные примеры нарушения превращения ксантофиллов могут быть отнесены к числу закономерных, так как наблюдаются всякий раз, когда имеют место указанные условия. Наряду с этим разбаланс может происходить от случая к случаю даже и тогда, когда реакция протекает на хорошо сформированных листьях при оптимальной температуре, при интенсивности света и экспозиции, насыщающих реакцию дезэпоксидации. Выяснение причины такого рода случайного разбаланса превращения ксантофиллов является целью настоящей работы.

По нашему мнению, нарушение нормального хода реакции дезэпоксидации в таких случаях обусловлено физиологическим состоянием растений, которое может быть очень различным при их выращивании в неконтролируемых условиях. Различия могут быть особенно глубокими, если сравнивать между собой растения, выращенные в открытом грунте или в оранжерее, зимой или летом, в условиях высокой или низкой освещенности. Из всех параметров внешней среды именно свет является ведущим фактором, к изменению которого в ходе онтогенеза приспосабливаются пигментные системы. Исходя из этого, в настоящей работе мы исследовали влияние света разной интенсивности, имеющей место при выращивании растений, на характер превращений ксантофиллов.

Изучение особенностей реакции дезэпоксидации было проведено на изолированных хлоропластах как на более простой по сравнению с целым листом системе.

Методика

Хлоропласты изолировали из одно-двухнедельных растений гороха сорта Спартанец, которые выращивали как при естественном освещении, так и в оранжерее под люминесцентными лампами. Условия естественного освещения были подобраны таким образом, что преобладающая интенсивность света для одной группы растений составляла 50—100 тыс. лк, что соответствует плато насыщения реакции дезэпоксидации в листьях гороха, а для другой — 10—30 тыс. лк, что соответствует восходящему участку световой кривой дезэпоксидации (по зеаксантину); в оранжерее горох выращивали при подпороговой интенсивности света — 4—8 тыс. лк (Габр, 1974).

Работа была проведена на двух модельных системах. Одна из них, предложенная Хагером (Hager, 1969), характеризуется наличием в реакционной среде аскорбиновой кислотой (АК) и обозначена в работе как хлоропласты-1 (ХЛП-1). Другая, известная по работам Зиферман и Ямамото (Siefermann, Yamamoto, 1974, 1975), помимо АК, содержит НАД-H_2 и БСА и обозначена как хлоропласты-2 (ХЛП-2). В ХЛП-1 на свету наряду с реакцией дезэпоксидации проходит обратная реакция — быстрая эпоксидация (Корнюшенко и др., 1977), а в ХЛП-2 — только реакция дезэпоксидации (Евдокимова, 1977). Хлоропласты выделяли в соответствии с методиками выше цитируемых авторов с некоторыми внесенными нами изменениями. Ниже дается их описание.

П о л у ч е н и е ХЛП-1. Листья гомогенизировали в размельчителе тканей РТ-1 в течение 1 мин. Среда выделения состояла из 0.02 *М* фосфатного буфера pH 7.0, содержащего 0.05 *М* NaCl и 0.5 *М* сахарозы. Полученную суспензию фильтровали через два слоя нейлоновой ткани, частота сита которой характеризовалась величиной 150 меш. Хлоропласты осаждали при 1500 *g* в течение 7 мин. Среда, в которую ресуспендировали хлоропласты, отличалась от среды выделения отсутствием сахарозы и наличием АК (10^{-2} *М*). Соотношение навески, среды выделения и среды инкубации составляло 2 : 7 : 4, при этом для одной пробы использовали 5—10 мл суспензии хлоропластов. Плотность суспензии соответствовала концентрации хлорофилла 0.20—0.70 мг/мл.

П о л у ч е н и е ХЛП-2. Процедура выделения ХЛП-2 занимала значительно меньше времени. Листья гомогенизировали 10—15 с, а хлоропласты после фильтрации гомогената осаждали при 1500 *g* в течение 2 мин. Состав среды выделения ХЛП-2 отличался от среды, используемой для выделения ХЛП-1, тем, что дополнительно к указанным выше компонентам в нее вносили АК (10^{-2} *М*). Осадок хлоропластов ресуспендировали в 2.5—3 мл среды выделения. Перед внесением в реакционную среду хлоропласты подвергались осмотическому шоку. Для этого в пробирку с 2 мл дистиллированной воды вносили 0.3 мл исходной суспензии хлоропластов. Через 15 с содержимое пробирки выливали в колбу с 8 мл среды инкубации. Последняя составлялась таким образом, чтобы полученная после введения хлоропластов суспензия наряду с компонентами среды выделения в указанных выше концентрациях содержала 10^{-2} *М* НАД-H_2 и БСА в концентрации 0.03%. Плотность суспензии соответствовала концентрации хлорофилла 0.050—0.100 мг/мл. Полученная суспензия хлоропластов освещалась на специальной световой установке, описанной ранее (Евдокимова и др., 1976). Условия осуществления реакции дезэпоксидации (освещенность 1000 лк, экспозиция 20 мин и температура 25°) обеспечивали ее насыщение (Габр, 1974). Интенсивность света в 1000 лк, при которой происходит насыщение дезэпоксидации в изолированных хлоропластах, значительно ниже той, при которой наблюдается плато реакции в листьях, — 50 тыс. лк; это связано с тем фактом, что

не все реакции виолаксантинового цикла воспроизводятся в рассматриваемых модельных системах. В обеих системах отсутствует на свету медленная эпоксидация, а в ХЛП-2 не проходит на свету также и быстрая эпоксидация (Евдокимова, 1977).

После экспозиции пробы фиксировали пятикратным по объему количеством кипящего буфера, а затем их центрифугировали и пигменты из осадка экстрагировали смесью спирта с ацетоном (1 : 3 по объему). Каротиноиды разделяли с помощью хроматографии в тонком слое (Hager, Meyer-Bertenrath, 1966; Корнюшенко, Сапожников, 1969). Ввиду плохого разделения антераксантина и лютеина их содержание не анализировалось. Количественное определение пигментов в элюатах производили на фотоэлектроколориметре ФЭК-М. Концентрацию каротиноидов выражали в микрограммах на 1 мг хлорофилла. О величине реакции превращения ксантофиллов судили по значению ΔC, выражающему изменение концентрации пигментов в опытном варианте по сравнению с контрольным.

Результаты исследования

В табл. 1 представлены различные примеры нарушения баланса превращения ксантофиллов, отмечавшиеся в наших опытах на изолированных хлоропластах. Для удобства сопоставления в таблицу включены данные таких опытов, в которых величина светового эффекта была одинаковой, а характер разбаланса разный.

ТАБЛИЦА 1

Примеры нарушения нормального хода превращений ксантофиллов в изолированных хлоропластах гороха
(освещенность — 1000 лк, экспозиция — 15 мин, температура — 25°)

Характер реакции дезэпоксидации	Содержание пигментов и их соотношения						
	$в_{темн.}$	$в_{св.}$	$з_{св.}$	$\frac{з_{св.}}{в_{св.}}$	$\Delta C_в$	$\Delta C_з$	$\frac{\Delta C_з}{\Delta C_в}$
Сбалансированная реакция	24.0 ± ±0.1	16.2 ± ±0.1	7.8 ± ±0.1	0.5	7.8 ± ±0.1	7.8 ± ±0.1	1.0
Не сбалансированная реакция							
$\Delta C_з < \Delta C_в$	30.6 ± ±0.4	16.4 ± ±0.5	7.5 ± ±0.6	0.5	14.2 ± ±0.1	7.5 ± ±0.6	0.53
$\Delta C_з > \Delta C_в$	29.6 ± ±0.2	28.3 ± ±0.7	14.9 ± ±0.3	0.5	1.3 ± ±0.2	14.9 ± ±0.7	10.5
в=0	20.2 ± ±0.3	20.2 ± ±0.3	10.4 ± ±0.1	0.5	0	10.4 ± ±0.1	0

Величина светового эффекта превращения ксантофиллов, рассчитанная как отношение количества образовавшегося на свету зеаксантина к оставшемуся виолаксантину

$$\frac{зеаксантин_{св}}{виолаксантин_{св}} = \frac{з}{в},$$

являясь мерой реакции, не позволяет судить о том, прошла ли реакция нормально или имело место какое-либо нарушение баланса в ходе ее осуществления. Такой величиной является показатель разбаланса, рассчитанный по формуле

$$\frac{з_{св} - з_{темн}}{в_{темн} - в_{св}} = \frac{\Delta C_з}{\Delta C_в}.$$

Следует заметить, что у большинства исследованных в нашей лаборатории видов растений, в том числе у гороха, зеаксантин в исходной световой пробе отсутствует, т. е. $з_{темн} = 0$.

Как видно из табл. 1, при одной и той же величине светового эффекта показатель нарушения баланса может очень сильно варьировать. Когда реакция идет нормально, величина его равна единице. В тех же случаях, когда содержание виолаксантина уменьшается больше, чем увеличивается количество зеаксантина, показатель разбаланса становится меньше единицы. Величина этого показателя больше единицы является следствием обратной картины: накопление зеаксантина не сбалансировано соответствующим уменьшением виолаксантина. Если же зеаксантин образуется на свету, а содержание виолаксантина при этом остается неизменным, то тогда $\Delta C_з / \Delta C_в = 0$.

В нашем дальнейшем изложении при характеристике превращений пигментов на свету мы считаем достаточным ограничиться лишь показателями светового эффекта и разбаланса, не приводя данных абсолютного содержания пигментов и их изменения ΔC. Эти показатели реакции дезэпоксидации, полученные на хлоропластах из растений, выросших при разной интенсивности света, представлены в табл. 2.

ТАБЛИЦА 2

Влияние разной интенсивности света, при которой выращивались растения, на особенности реакции дезэпоксидации в изолированных хлоропластах гороха (условия те же, что и в табл. 1)

Освещенность	Плотность суспензии хлоропластов (мг хлорофилла в 1 мл суспензии)	$\frac{з}{в}$	$\frac{\Delta C_з}{\Delta C_в}$	Объект
50—100 тыс. лк (естественный свет)	0.215 ± 0.036	0.9 ± 0.2	1.6 ± 0.4	ХЛП-1
	0.052 ± 0.015	0.8 ± 0.2	3.1 ± 1.3	ХЛП-2
10—30 тыс. лк (естественный свет)	0.271 ± 0.078	0.5 ± 0.2	1.0 ± 0.3	ХЛП-1
	0.045 ± 0.005	0.5 ± 0.1	1.0 ± 0.2	ХЛП-2
4—8 тыс. лк (свет люминесцентных ламп)	0.352 ± 0.083	0.2 ± 0.1	0.4 ± 0.1	ХЛП-1
	0.085 ± 0.018	0.4 ± 0.1	0.7 ± 0.1	ХЛП-2

Примечание. Приведены средние значения из 6—10 опытов.

Из табл. 2 видно, что условия светового режима, при которых выращивались опытные растения, очень сильно влияют и на величину светового эффекта, и на характер разбаланса реакции дезэпоксидации. Самой высокой интенсивности света 50—100 тыс. лк соответствовал и наиболее высокий световой эффект реакции дезэпоксидации 0.9—0.8. Снижение интенсивности света до 10—30 тыс. лк приводило к уменьшению светового эффекта реакции в 1.5 раза, а до 4—8 тыс. лк в условиях оранжереи — более чем в 4 раза в ХЛП-1 и в 2 раза в ХЛП-2.

Что касается показателя разбаланса реакции $\Delta C_з / \Delta C_в$, то приведенные в табл. 2 данные свидетельствуют о том, что наиболее благоприятными для нормального хода реакции дезэпоксидации в хлоропластах гороха являются условия естественного освещения в местах, защищенных от прямого солнечного света. Преобладающая интенсивность света при этом не должна превышать 30 тыс. лк, что соответствует восходящему участку световой кривой реакции дезэпоксидации в листьях гороха (Габр, 1974). Показатель разбаланса в этих условиях равен единице. При выращивании растений в условиях максимальной освещенности реакция дезэпоксидации протекала со значительным накоплением содержания зеаксантина без соответствующей убыли виолаксантина, что особенно сильно проявилось на ХЛП-2. Противоположный эффект наблюдался в опытах на хлоропластах из растений, выращенных при низкой интенсивности света в оранжерее. Разбаланс реакции, который выражался в относительно большем снижении содержания виолаксантина по сравнению с увеличением содержания зеаксантина, на ХЛП-2 был

выражен в меньшей степени, что, возможно, связано с наличием в реакционной среде стабилизатора активности хлоропластов — БСА.

Для проверки этого предположения в реакционную среду ХЛП-1 вносили БСА. Его количество рассчитывали пропорционально концентрации хлорофилла в суспензии хлоропластов. Ввиду того, что концентрация хлорофилла в ХЛП-1 была примерно на порядок выше, чем в ХЛП-2, процентная концентрация БСА в ХЛП-1 оказалась соответственно больше.

Из табл. 3 видно, что БСА не только нормализует ход реакции дезэпоксидации, так как явление разбаланса полностью исчезает, но также приводит к повышению светового эффекта реакции до его уровня в хлоропластах, сформировавшихся при естественном освещении.

ТАБЛИЦА 3

Влияние БСА на ход реакции дезэпоксидации в изолированных хлоропластах гороха (концентрация хлорофилла в суспензии хлоропластов 0.70—1.0 мг/мл; $\left(\frac{\text{БСА}}{\text{хлорофилл}} = \frac{20}{1}\right)$

№ опыта	ХЛП—I	ХЛП—I+БСА	ХЛП—I	ХЛП—I+БСА
	$\frac{з}{в}$	$\frac{з}{в}$	$\frac{\Delta C_з}{\Delta C_в}$	$\frac{\Delta C_з}{\Delta C_в}$
1	0.2	0.6	0.4	1.2
2	0.2	0.6	0.4	1.1
3	0.2	0.9	0.3	1.2
4	0.3	0.7	0.5	0.9
5	0.3	1.1	0.3	1.0
Среднее значение	0.2±0.1	0.8±0.2	0.4±0.1	1.1±0.1

Таким образом, БСА является стабилизатором активности не только реакции эпоксидации в изолированных хлоропластах (Siefermann, Yamamoto, 1975), но также и реакции дезэпоксидации.

Обсуждение

Полученные в настоящей работе данные позволяют говорить о том, что условия освещенности при выращивании растений определенным образом влияют на баланс превращений ксантофиллов в изолированных хлоропластах. При сильной интенсивности света, соответствующей плато насыщения реакции дезэпоксидации, увеличение содержания зеаксантина на свету преобладает над уменьшением виолаксантина. Выращивание растений при подпороговой интенсивности света (Сапожников и др. 1971) дает обратную картину: в ходе реакции дезэпоксидации преимущественно изменяется содержание виолаксантина. Лишь при интенсивности света, соответствующей восходящему участку световой кривой дезэпоксидации, превращение виолаксантина в зеаксантин, как правило, имеет сбалансированный характер.

Такого рода зависимости можно объяснить, если исходить из предположения, что в хлоропластах из листьев, выросших на слабом свету, в ходе реакции дезэпоксидации накопление антераксантина преобладает над образованием зеаксантина, т. е. в схеме реакции дезэпоксидации виолаксантин $\xrightarrow{1}$ антераксантин $\xrightarrow{2}$ зеаксантин скорость первой реакции превышает скорость второй. В хлоропластах же, сформировавшихся на сильном свету, скорость второй реакции преобладает над первой, т. е. образование зеаксантина происходит главным образом за счет антераксантина темновых хлоропластов. Лишь в хлоропластах из листьев, выросших на естественном свету умеренной интенсивности, скорости обеих

реакций, по-видимому, равны, благодаря чему количественные изменения виолаксантина и зеаксантина на свету сбалансированы.

Если такое предположение верно, то, согласно полученным данным (табл. 3), нормализация хода реакции под влиянием БСА, возможно, также обеспечивается путем выравнивания скоростей обеих составляющих реакций. Увеличение же светового эффекта реакции деэпоксидации в ХЛП-1 под влиянием БСА может быть следствием увеличения количества субстрата, участвующего в реакции виолаксантина («активного» виолаксантина). Количество «активного» виолаксантина, доступного воздействию энзима деэпоксидазы, обеспечивается в свою очередь конформационными изменениями тилакоидных мембран (Siefermann, Yamamoto, 1974). Эти изменения могут происходить под влиянием не только света, но и БСА (Molotkovsky, Zvestkova, 1966).

ЛИТЕРАТУРА

Бажанова Н. В., А. Г. Геворкян. (1971). Влияние температурного фактора на световую и темновую реакцию взаимопревращения ксантофиллов у высокогорных растений. Биол. ж. Армении, 24, 9. — Бажанова Н. В., В. С. Подинь, Д. И. Сапожников. (1967). Зависимость световой реакции превращения ксантофиллов в листьях герани от температурных условий. Тематич. сб., 7. Исследования по фотосинтезу, Душанбе, 19. — Габр М. А. (1974). Действие некоторых физиологических факторов на реакции виолаксантинового цикла. Автореф. канд. дисс., Л. — Евдокимова И. В. (1977). Исследование феноменологии превращения ксантофиллов в изолированных хлоропластах. Автореф. канд. дисс., Л. — Евдокимова И. В., Г. А. Корнюшенко, В. Е. Васильева. (1976). Феноменологическая характеристика превращения ксантофиллов в изолированных хлоропластах гороха. Физиол. и биохим. культ. растений, 8, 5. — Корнюшенко Г. А., Д. И. Сапожников. (1969). Методика определения каротиноидов зеленого листа с помощью тонкослойной хроматографии. — В кн.: Методы комплексного изучения фотосинтеза. Л. — Корнюшенко Г. А., Д. И. Сапожников, И. В. Евдокимова. (1977). Исследование реакций виолаксантинового цикла в изолированных хлоропластах. Физиол. раст., 24, 4. — Маслова Т. Г., И. А. Попова. (1969). Превращения ксантофиллов в листьях, освещаемых красным светом. Физиол. раст., 16, 1. — Подинь В. С. (1966). Сравнение температурной зависимости световой и темновой реакций превращения ксантофиллов у некоторых растений. Изв. АН ЛатвССР, 11, 232. — Попова О. Ф. (1971). Превращения ксантофиллов в зеленеющих проростках кукурузы. Физиол. раст., 18, 4. — Попова И. А., Е. Ф. Рыжова. (1972). Временная зависимость изменений содержания ксантофиллов в листьях гортензии при различной интенсивности света. Физиол. раст., 19, 2. — Попова И. А., Н. В. Бажанова, Д. И. Сапожников. (1964). Некоторые особенности реакции дезэпоксидации виолаксантина. ДАН СССР, 201, 2. — Сапожников Д. И., И. А. Попова, Е. Ф. Рыжова. (1971). К вопросу о существовании светового порога реакции дезэпоксидации виолаксантина. Препринт, Л. — Hager A. (1969). Lichtbedingte pH-Erniederung in einem Chloroplasten-Kompartment als Ursache der ensymatischen Violaxanthin-Zeaxanthin Umwandlung. Beziehungen zur Photophosphorylierung. Planta, 89, 3. — Hager A. (1975). Die reversible, lichtabhangingen Xanthophyllumwandlungen im Chloroplasten. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 88, 27. — Hager A., T. Meyer-Bertenrath. (1966). Die Isolierung und quantative Bestimmung der Carotinoide und Chlorophylls von Blättern, Algen und isolierten Chloroplasten mit Hilfe dünnschichtchromatographischer Methoden. Planta, 69, 198. — Molotkovsky J. M., I. M. Zvestkova. (1966). Morphological and functional changes in isolated chloroplasts under the influence of oleate. Biochim. Biophys. Acta, 112, 173. — Siefermann D., H. Y. Yamamoto. (1974). Licht-induced deepoxidation of violaxanthin in lettuce chloroplasts. III. Reaction kinetik and effect of light intensity on de-epoxidase activity and substrate availability. Biochim. Biophys. Acta, 357, 144. — Siefermann D., H. Y. Yamamoto. (1975). NADP-H and oxygen-dependent epoxidation of zeaxanthin in isolated chloroplasts. Biochim. and Bioph. Res. Comm., 62, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 6 VI 1977.

УДК 581.527.7(470.23)

Ю. Д. Гусев

НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО АДВЕНТИВНОЙ ФЛОРЕ ЛЕНИНГРАДСКОЙ И СОСЕДНИХ ОБЛАСТЕЙ

YU. D. GUSEV. NEW DATA ON THE ADVENTIVE FLORA OF LENINGRAD AND ADJACENT DISTRICTS

Сообщаются новые сведения об интересных находках в Ленинградской, Псковской и Новгородской областях. Там, где не указан коллектор, приводятся мои сборы и наблюдения.

После выхода в свет в 1965 г. последнего IV тома «Флоры Ленинградской области» прошло 13 лет, а со времени опубликования в 1970 г. «Конспекта флоры Псковской области» — 8 лет. За эти годы в результате продолжавшегося флористического обследования вышеуказанных и Новгородской областей и отчасти критического просмотра гербарных коллекций Ботанического института АН СССР (Гербарий БИН) и Ленинградского государственного университета (Гербарий ЛГУ) было обнаружено много новых видов (преимущественно адвентивных) и значительно изменилось представление о частоте и характере встречаемости сотен «старых» видов. Например, в Ленинградской обл., являющейся во флористическом отношении одной из наиболее хорошо изученных в стране, за последние 12 лет найдено, насколько мне известно, около 70 не указывавшихся здесь видов. Бóльшая часть новых находок в природе и гербарных коллекциях уже опубликована (Гусев, 1966, 1968а, 1971, 1973, 1975; Гордеева и Кузнецов, 1966; Цвелев, 1973, 1976а; Бородина, 1975). Только в моих статьях приведен 31 новый вид для Ленинградской обл., а для Псковской — 13 видов.

Amaranthus lividus L. В Гербарии БИН обнаружен экземпляр, собранный в Петербурге в августе 1823 г. Прескоттом и хранившийся под неправильным названием «*Amaranthus pallidus — Blitum* L. *sylvestris* Moq.». В Ленинградской обл. этот вид (известный с прошлого века как редкое заносное растение в Эстонии и Псковской обл.) не указывался. Кстати, во «Флоре Эстонской ССР» (Remmel, 1971 : 627) сказано, что в Эстонию этот вид занесен «в 30-х годах текущего столетия вместе с семенами озимых». Однако в Гербарии БИН я обнаружил отцветший экземпляр, собранный на о. Хиума в Гроссухоф еще в 1872 г. К. Винклером. Вообще же следует сказать, что широко распространенный сорняк *A. lividus* появился в лесной зоне европейской части СССР раньше всех других видов этого рода. На территории современной Латвии, например, он был хорошо известен еще в XVIII в. (Fischer, 1784). Эпекофит, не проявляющий тенденции к дальнейшему продвижению на север.

Ambrosia trifida L. Один вегетирующий экземпляр найден 2 X 1976 в Ленинграде на ст. Сортировочная (Московская), на южном склоне насыпи ниже ж.-д. будки. Это вторая находка в Ленинградской обл.: прежде этот североамериканский субтропический вид был найден на Карельском перешейке на ст. Раяйоки, близ Белоострова (Rainio, Hilli, 1928). Ближайшие находки были в Латвии (Шулц, 1976). Эфемерофит, не способный к расселению в таежной зоне.

Anisantha diandra (Roth) Tutin. В Ленинградской обл. единственный экземпляр со зрелыми плодами собран 26 IX 1976 на ст. Саблино, на верхней площадке ж.-д. насыпи. Определил Н. Н. Цвелев. Эфемерофит. Первая находка этого средиземноморского вида — в таежной зоне европейской части СССР. В нашей стране встречается в Южном Крыму и Закавказье и как заносное в Приморском крае (Цвелев, 1976б).

Apium leptophyllum (Pers.) F. Muell. ex Benth. В Ленинградской обл. 2 растения с недозревшими плодами найдены 3 X 1976 в 1—1.5 км юго-западнее вокзала ст. Луга, на ж.-д. путях. Определила В. М. Виноградова. Эфемерофит. Первое нахождение в европейской части СССР. У нас

этот вид встречается только на Черноморском побережье Кавказа, куда недавно был занесен (Виноградова, 1964) и где теперь быстро расселяется (Гербарии ЛГУ и БИН).

Artemisia dracunculus L. В Псковской обл. цветущее растение найдено 10 VIII 1975 на ст. Новосокольники, на ж.-д. насыпи. В «Конспекте флоры Псковской области» не указан. Недавно этот евразиатский лесостепной вид был найден в Ленинградской обл. (Гусев, 1973) и в Эстонии (сборы А. Я. Реммель 1959—1962 гг. из Тарту и Таллина, в Гербарии Тартуского университета). Эфемерофит? Ближайшие известные находки в Латвии (Шулц, 1972).

Artemisia sieversiana Willd. Группы отцветших и плодоносящих растений наблюдались 5 X 1976 на станциях Псков II и Псков-Товарная, по краю ж.-д. полотна, в защищенных от ветра местах (подножия куч шлака, у стен будок). Ранее в Псковской обл. был найден мною в г. Великие Луки (Гусев, 1973). Эпекофит. В Ленинградской обл. и в последнее время этот вид был найден мною неоднократно (Гусев, 1973, 1975). В 1976 г. он найден 21 IX у платформы 16-й км (между ст. Шушары и ст. Детское Село), на товарных ж.-д. путях, и 25 IX — на ст. Будогощь, на каменноугольной площадке возле ж.-д. насыпи. Найдена полынь Сиверса и в Новгородской обл. (Гусев, 1973), Карелии (Гусев, 1975) и Эстонии (Eesti taimede määraja, 1966). Очень быстро расселяющийся южносибирский вид, способный здесь закрепиться.

Atriplex laevis C. A. Mey. В Ленинграде на ст. Броневая несколько цветущих растений было найдено 14 VIII 1971 на глинистом пустыре возле вокзала. 6 X 1973 там же были собраны растения с плодами. Южносибирский вид, по-видимому, способный заноситься по железным дорогам и затем натурализоваться. Например, в сентябре 1975 г. мною была обнаружена большая группа плодоносящих растений этого вида в Пермской обл., близ ст. Пермь II, также на пустыре у ж.-д. насыпи. В Тартуском университете я видел сборы А. Я. Реммель 1962 и 1969 гг. из Тарту. Вероятно, большинство прежних указаний на встречаемость *A. litoralis* L. на железных дорогах таежной зоны следует отнести к этому более зимостойкому виду.

Atriplex rosea L. В Гербарии БИН хранятся 4 гербарных листа этого вида, собранного в Петербурге в середине XIX в.: первый — на рудеральном месте Васильевского острова собрал Кюлевейн 19 и 27 VIII 1847 (3 гербарных листа с ветвями еще не зацветшего растения); второй — на сорном месте на Смоленском поле, собрал П. Кубаркин в августе 1851 г. (стерильный экземпляр). В литературе для Ленинградской обл. этот южноевропейский вид не приводился. Эфемерофит. 6 X 1965 собран А. Я. Реммель в Эстонии, на железной дороге в Таллине (Гербарий Тартуского университета). Ближайшие единичные находки известны из Калининской обл. (Маевский, 1964) и Латвии (Гербарий Тартуского университета; Jaudzeme, 1955).

Ceratochloa cathartica (Vahl) Horter. В Ленинградской обл. цветущее растение найдено 3 X 1976 на ст. Луга, на товарных ж.-д. путях. Определил Н. Н. Цвелев. Тремя неделями раньше, 12 IX, этот вид был найден Цвелевым у ст. Гатчина. Эфемерофит. Южноамериканский вид, культивируемый и дичающий на юге СССР. В таежной зоне другие находки не известны.

Corispermum hyssopifolium L. В Псковской обл. более десятка растений этого южнорусского вида найдено 10 VIII 1975 на ст. Новосокольники, на краю ж.-д. насыпи. Прежде в области он найден только в 1966 г. в г. Великие Луки Н. Цвелевым и Т. Колесниковой (Конспект флоры Псковской области, 1970). Эпекофит, распространяющийся по железным дорогам.

Eruca sativa Mill. Один цветущий экземпляр найден в Ленинграде у ст. Сортировочная (Московская) 2 X 1976, на сортировочных ж.-д. путях. Прежде в Ленинградской обл. собиралось дважды: 1) в г. Детское Село 23 VIII 1923 С. Ганешиным, во дворе Федоровского Городка — растение с цветками и плодами (Гербарий БИН); 2) на ст. Гатчина-То-

варная, 12 IX 1976 Цвелевым (Гербарий БИН). Эфемерофит. Несколько находок отмечено в Латвии (Шулц, 1976) и Эстонии (Kuusk, 1973). Средиземноморский вид, культивируемый и сорничающий в теплых и тепло-умеренных странах.

Hirschfeldia incana (L.) Lagr.-Foss. В Ленинградской и соседних областях до 1975 г. не был известен. В 1975 г. найден Цвелевым в Ленинграде, в двух местах на ж.-д. полотне ст. Сортировочная, а 12 IX 1976 — на ст. Гатчина-Товарная. В 1976 г. найден мною в трех местах области, на ж.-д. путях: 1) 18 IX несколько цветущих растений на ст. Вырица; 2) 21 IX два цветущих растения на ст. Тосно; 3) 26 IX один цветущий экземпляр на ст. Саблино. Эфемерофит. В СССР встречается только на Кавказе и в Южном Крыму, но недавно был найден как заносный в Латвии (Шулц, 1972). Восточно-средиземноморский вид, очевидно, иногда заносимый на север.

Kochia sieversiana (Pall.) C. A. Mey. В Ленинградской и во многих таежных областях этот недавно появившийся на железных дорогах центральноазиатский вид всегда определялся (в том числе и мною) как *Kochia scoparia* (L.) Schrad. Между тем он хорошо отличается от последнего характером ветвления (ветви обычно сильнее отклоненные, а нижние даже простертые или восходящие), более густыми войлочно-волосистыми соцветиями (цветки в пазухах листьев окружены длинными волосками) и более широкими и темно-зелеными листьями. Собирался мною во многих областях: в Ленинградской обл. — в 1966 г. на ст. Будогощь и в 1973 г. на ст. Волховстрой I; в Псковской обл. — в 1969 г. на станциях Дно и Псков; в Новгородской обл. — в 1969 г. на ст. Окуловка и в 1976 г. на ст. Чудово; в Карелии — 11 VIII 1968 на ст. Кондопога. Собран мною также в областях Архангельской (1970 г.), Брянской (1971 г.), Витебской (1975 г.), Калининской (1971 г.), Калининградской (1972 г.), Киевской (1973 г.), Кировской (1975 г.), Костромской (1974 г.), Львовской (1973 г.), а также в автономных республиках: Марийской (1976 г.) и Удмуртской (1976 г.). По-видимому, большинство имеющихся указаний на произрастание *Kochia scoparia* по железным дорогам (но не в садах, огородах и дворах) в европейской части СССР относится к *K. sieversiana*. Только в последние годы стали появляться сведения о находках этого вида в Эстонии (Eesti taimede määraja, 1966; Puusepp, 1971), Латвии (Шулц, 1976 — под названием *K. scoparia* subsp. *densiflora* (Moq.) Aell., по определению П. Эллена) и Пермской обл. (Овеснов, Шилова, 1975). В южной и средней полосах европейской части СССР (до Латвии включительно) прутняк Сиверса плодоносит и, вероятно, является теперь расселяющимся эпекофитом. Севернее он, вероятно, эфемерофит, так как не всегда цветет и во всяком случае редко плодоносит.

Lathyrus tuberosus L. В Новгородской обл. вегетирующее растение найдено 23 IX 1976 на ст. Чудово, на краю ж.-д. насыпи, на опушке. Эфемерофит. Неоднократно указывался в Ленинградской и Псковской областях и в Эстонии. Евразиатский степной вид, широко распространившийся в южных районах в качестве сорняка и нередко заходящий в лесную зону.

Sisymbrium orientale L. В Ленинградской обл. несколько растений с цветками и незрелыми плодами найдено 21 IX 1976 близ платформы 16-й км, возле товарных ж.-д. путей. Тремя неделями раньше был найден Цвелевым на ст. Гатчина-Варшавская. В Новгородской обл. 3 цветущих и плодоносящих растения найдены мною 23 IX 1976 на ст. Чудово, между ж.-д. путями. Эфемерофит. Вид средиземноморского происхождения. Несколько находок отмечено в Эстонии (Kuusk, 1973) и Латвии (Шулц, 1972).

Sisymbrium subhastatum (Willd.) Hornem. Близкий к предыдущему вид, а может быть, только его форма. В Ленинградской обл. 4 растения с цветками и плодами найдены 3 XI 1976 на ст. Луга, на ж.-д. путях. Определил Цвелев. Немного раньше, 12 IX того же года, отцветающие

с плодами растения были найдены Цвелевым на ст. Гатчина, на ж.-д. путях. Эфемерофит.

Sisymbrium volgense Bieb. ex E. Fourn. В Псковской обл. этот южнорусский вид впервые был найден мною в 1969 г. на ст. Новосокольники (Гусев, 1971), а также на станциях Невель II, Великие Луки (19 VII 1969) и Пустошка (23 VII 1969). 5 X 1976 цветущие растения найдены в 1—1.5 км восточнее ст. Псков I, на ж.-д. насыпи и наблюдались на ст. Струги Красные. Эпекофит, очень быстро расселяющийся по железным дорогам, в том числе в Ленинградской, Вологодской и Новгородской областях (Гусев, 1971, 1975) и в Эстонии (Kuusk, 1973).

ЛИТЕРАТУРА

Бородина А. Е. (1975). О новых местонахождениях некоторых видов растений сибирского происхождения на территории Ленинградской области. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 9. — Виноградова В. М. (1964). *Apium leptophyllum* (Pers.) F. Muell. — новое для флоры СССР адвентивное растение. Бот. ж., 49, 9. — Гордеева Т. Н., Л. А. Кузнецов. (1966). Заметки о лужской флоре. Учен. зап. ЛГПИ, 310. — Гусев Ю. Д. (1966). Расселение видов *Galinsoga* в Ленинградской области. Бот. ж., 51, 4. — Гусев Ю. Д. (1968а). Новые и редкие адвентивные растения ленинградской и карельской флоры. Бот. ж., 53, 2. — Гусев Ю. Д. (1968б). Изменение рудеральной флоры Ленинградской области за 200 лет. Бот. ж., 53, 11. — Гусев Ю. Д. (1971). Расселение растений по железным дорогам северо-запада европейской России. Бот. ж., 56, 3. — Гусев Ю. Д. (1973). Дополнения к адвентивной флоре северо-западных областей Европейской России. Бот. ж., 58, 6. — Гусев Ю. Д. (1975). Новые сведения о распространении адвентивных растений на северо-западе СССР. Бот. ж., 60, 3. — Конспект флоры Псковской области. (1970). — Маевский П. Ф. (1964). Флора средней полосы европейской части СССР, 9-е изд. — Овеснов А. М., С. И. Шилова. (1975). О некоторых новых адвентивных и редких видах центральных районов Пермской области. В кн.: Экология опыления, I. Пермь. — Флора Ленинградской области. (1955, 1957, 1961, 1965). I—IV. — Цвелев Н. Н. (1973). О некоторых более редких растениях Ленинградской области. Нов. сист. высш. раст., 10. — Цвелев Н. Н. (1976а). Флористические новинки в Ленинградской области. Нов. сист. высш. раст., 13. — Цвелев Н. Н. (1976б). Злаки СССР. — Шулц А. А. (1972). Адвентивные растения как засорители агроценозов и рудеральных мест в Латвии. В кн.: Охрана природы в Латвийской ССР. Рига. — Шулц А. А. (1976). Адвентивная флора на территории железнодорожных узлов г. Риги. Бот. ж., 61, 10. — Eesti taimede määraja. (1966).— Fischer I. B. (1784). Zusätze zu seinem versuch einer Naturgeschichte von Livland. — Jaudzeme V. (1955). *Chenopodiaceae*. In: Latvijas RSR Flora, II. — Kuusk V. (1973). *Cruciferae*. In: Eesti NSV Floora, V. — Puusepp V. (1971). *Chenopodiaceae*. In: Eesti NSV Flora, VIII. — Rainio A. J., A. H. Hilli. (1928). Rajajoen asemaseudun satunnaiskasveja. Luonnon Ystävä, 32. — Remmel A. (1971). *Amaranthaceae*. In: Eesti NSV Floora, VIII.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 13 V 1977.

УДК 582.394.752 : 561 (571.61)

В. В. Федотов

РОД *REGNELLIDIUM (MARSILEACEAE)* В ПОЗДНЕЭОЦЕНОВОЙ ФЛОРЕ РАЙЧИХИ АМУРСКОЙ ОБЛАСТИ[1]

V. V. FEDOTOV. *REGNELLIDIUM (MARSILEACEAE)* IN THE LATE EOCENE FLORA OF RAJCHIHA IN AMUR REGION

В составе позднеэоценовой флоры Райчихи установлено присутствие *Regnellidium* — одного из родов разноспоровых папоротников семейства *Marsileaceae*. Впервые описываются отпечатки листьев этого рода в ископаемом состоянии. Они отнесены к новому виду — *Regnellidium amurense* Fedotov sp. nov. Рассмотрены распространение и условия произрастания единственного современного вида этого рода — *R. diphyllum* Lindman. Обращено внимание на некоторые палеоботанические находки, известные под различными формальными названиями, но тождественные роду *Regnellidium*.

[1] Название флоры происходит от р. Райчиха, притока Амура.

Начиная с 1966 г. в течение ряда лет из песчано-глинистой толщи райчихинских слоев, обнаженных на буроугольных карьерах в окрестностях г. Райчихинска Амурской обл., автор собрал большое количество макроостатков ископаемой флоры Райчихи, которая стала широко известна после работ А. Н. Криштофовича (1946, 1952) и Т. Н. Байковской (1959). Изучение собранной коллекции расширило сведения о систематическом составе этой флоры (Федотов, 1975а, б; 1977а). Было высказано мнение, что флора Райчихи, представляющая особый этап в развитии третичных флор Дальнего Востока, аллохтонная и ее существование связано с расширением зон теплоумеренной и субтропической растительности Китая в позднеэоценовое время (Федотов, 1977а, б). Впервые это мнение было изложено автором в 1975 г., а затем на совещании Региональной межведомственной стратиграфической комиссии в г. Хабаровске — в апреле 1976 г.

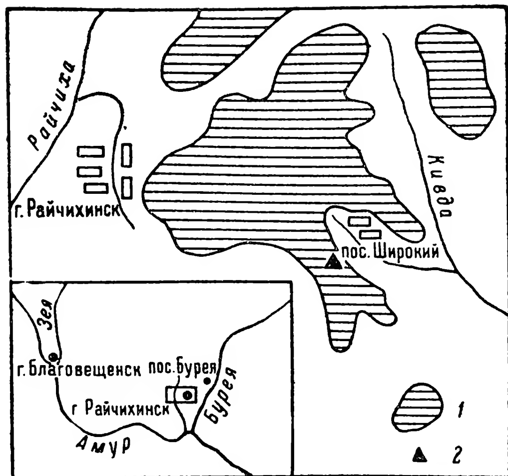
В местонахождении № 45 (рис. 1) райчихинской флоры (схема всех местонахождений опубликована ранее; см.: Федотов, 1974) обнаружены отпечатки листьев рода *Regnellidium*. Они отнесены к новому виду *R. amurense* Fedotov. В этом местонахождении наряду с другими видами райчихинской флоры встречены такие папоротники, как *Anemia elongata* (Newberry) Knowlton, *Lygodium* sp., *Salvinia* sp. Обнаружение в составе флоры *Anemia* и *Regnellidium* подтверждает ее своеобразие. Особенно интересна находка последнего, так как она представляет замечательный пример того, как палеоботанические данные способствуют выявлению пространственно-временных связей современного эндемичного типа.

Единственный современный представитель рода *R. diphyllum* Lindman известен из отдельных местонахождений в Южной Америке между 27—30° ю. ш. и 51—56° з. д.: на юге Бразилии в штате Риу-Гранди-ду-Сул и на крайнем юго-востоке штата Санта-Катарина (Schultz, 1949), а также на северо-востоке Аргентины в провинции Кориентес в 87 км к западу от Пасадас (La Sota, Mitchell, 1970). Почти все местонахождения этого вида находятся вблизи атлантического побережья, но два местонахождения (в окрестностях Санта-Мария, штат Риу-Гранди-ду-Сул, и Пасадас) удалены от него на значительное расстояние. Наблюдаемая дизъюнкция ареала вызывает тем больший интерес, что распространение *R. diphyllum* сопряжено с разорванными таким же образом ареалами папоротников *Polypodium lepidopteris* (Langsd. et Fisch.) Kuhn и *Acrostichum* sp. (La Sota, Mitchell, 1970). Де Ла Сота и Митчелл склонны, по-видимому, считать ареал неразобщенным, предполагая, что этот вид может быть встречен в зонах понижения в пределах упомянутых территорий и что отдельные части известного ныне ареала соединяются через долины рек Жакуи и Ибикуи.

Палеоботанические данные свидетельствуют о широком распространении рода *Regnellidium* в геологическом прошлом. Если листья этого рода в ископаемом состоянии описываются нами впервые, то остатки репродуктивных органов известны давно. Однако эти находки известны под формальными названиями и родство их или тождество с родом *Regnellidium* не всегда обнаруживаются. Наибольшего внимания заслуживают находки спорокарпов, мегаспор и микроспор из межтраповых отложений эоценового (?) возраста Деккана в Мохгаон Калан (Mohgaon Kalan) и Саузаре (Sausar) в Индии. Вначале предполагалось, что эти мега- и микроспоры родственны с *Regnellidium* (Sahni, Rao, 1943). Вскоре, получив дополнительный материал, в том числе спорокарпы, Сахни описывает новый род *Rodeites*, который определяет как близкородственный *Regnellidium* (Sahni, 1943). При этом Сахни игнорирует сходство описанных спорокарпов с *Regnellidium*; фактор географической разобщенности он принимает за основу для выделения этого рода. Эти мега- и микроспоры впоследствии были более детально изучены Махабале (Mahabale, 1957), отметившим их значительное сходство с *Regnellidium* во многих отношениях, особенно в строении спор. Некоторые исследователи рассматривают

Рис. 1. Схематическая карта местонахождения № 45 флоры Райчихи.

1 — угольное поле, *2* — местонахождение № 45.



Rodeites как род, близко сходный или тождественный роду *Regnellidium* (Reed, 1954; Dijkstra, 1961; Gupta, 1962).

Мегаспоры, близко сходные или тождественные с мегаспорами *Regnellidium*, были отнесены к *Pyrobolospora lobata* (Dijkstra) Hughes и *Triletes lobatus* Dijkstra (Dijkstra, 1961). Они отмечены из позднемеловых и палеоценовых отложений Бельгии, Нидерландов и Германии, а также из отложений, вероятно, мелового возраста в Египте. О находке мегаспор *Regnellidium* в меловых и палеогеновых отложениях Сибири и Урала нам сообщил П. И. Дорофеев. *R. diphyllum* — земноводное растение, обитающее на мелководьях или во влажных болотистых местах. Его листья по внешнему облику напоминают листья *Marsilea*, но всегда составлены только парой листочков. Листья *R. diphyllum*, подобно листьям *Marsilea*, сильно варьируют в размерах и характере поверхности, зависящих от произрастания в водной или воздушной среде. Листочки имеют до 3 см длины и 4 см ширины, ширококлиновидные до почти почковидных. Капсула спорокарпа 6—8 мм длины и 5—7 мм ширины, почти сферическая по форме, но отчетливо билатеральная по строению, с 5—7 камерами с каждой стороны (Lindman, 1904; Jonson, Chrysler, 1938).

Специальных исследований по экологии *R. diphyllum*, очевидно, не проводилось. Только Де Ла Сота и Митчелл отметили, что вода в озере вблизи Пасадас чуть кисловатая (pH 6.0), имеет электрическое сопротивление — 40 мкОм (La Sota, Mitchell, 1970). Шульц наблюдал это растение в местах, связанных с деятельностью человека — на плотинах, во рвах, каналах, в местах выпаса животных, в грязной стоячей унавоженной воде, иногда совместно с *Marsilea quadrifolia* L. (Schultz, 1949).

Климат в районе обитания *R. diphyllum* теплый, равномерно влажный, субтропический, переходит в умеренный на возвышенных местах. Годовое количество осадков 1260—1370 мм, средняя температура января — 24—26, июня — 11.5—15.5° с внезапными похолоданиями вплоть до кратковременных заморозков (Страны Латинской Америки, 1949).

Regnellidium amurense Fedotov sp. nov.[2]

(см. таблицу *1—5*, вклейка; рис. 2)

Описание. Листья округлые, 3.8—5.6 см в диам., разделены на два супротивных листочка. Листочки полукруглые с ширококлиновидным, прямым или немного вогнутым основанием, соединяющимся с черешком в центре листовой пластинки; иногда они снабжены едва заметным черешочком. Базископические стороны перышек иногда соприкасаются или слегка перекрываются. Край листочков цельный, ровный или слегка волнистый. Жилкование веерно-дихотомическое. Первичные жилки тонкие, 2—5 раз последовательно дихотомически ветвятся, расходясь под углом около 5°. Окончания жилок соединяются с краевой жилкой. На 1 см края приходится 18—28 жилок.

---

[2] Название вида от р. Амур.

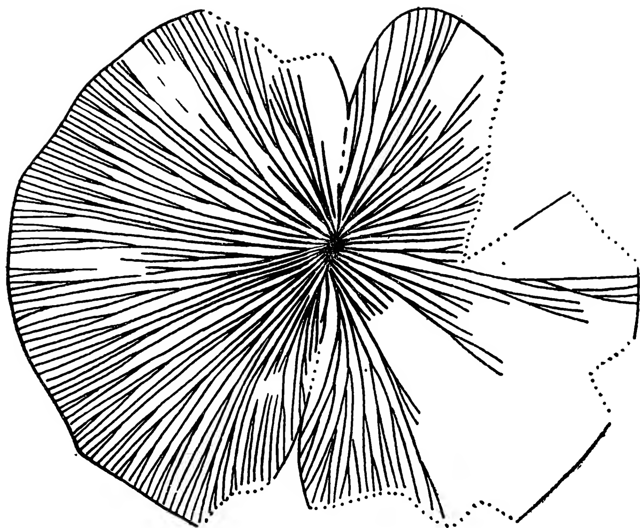


Рис. 2. *Regnellidium amurense* Fedotov sp. nov., экз. № 1775, ×2.

Сравнение. Описанный вид проявляет чрезвычайно близкое сходство по форме листьев с единственным современным видом этого рода *R. diphyllum*. Листья ископаемого вида, очевидно, крупнее, чем у *R. diphyllum*, так как у последнего листья обычно мелкие (около 3 см дл.), лишь немногие из них (до 6 см дл., 4 см шир.) достигают одинакового размера с райчихинскими.

Голотип. Экз. № 1775, колл. № 1470 (БИН АН СССР, Ленинград); Амурская обл., карьер в окрестностях Райчихинска, поздний эоцен, райчихинские слои, местонахождение № 45.

Исследованный материал. Экз. №№ 1770, 1771, 1773, 1774а, б, в, колл. № 1351 (хранится в Дальневосточном геологическом институте ДВНЦ АН СССР (ДВГИ), Владивосток); экз. № 1775, колл. № 1470.

Местонахождение. Карьер в окрестностях Райчихинска, Амурская обл.; поздний эоцен райчихинские слои, местонахождение № 45.

Автор выражает признательность А. Л. Тахтаджяну за ценные советы, способствовавшие написанию данной работы.

ЛИТЕРАТУРА

Байковская Т. Н. (1950). Палеоценовая флора Зее-Буреинской равнины. В кн.: Вопросы палеонтологии, 1. — Криштофович А. Н. (1946). К истории третичного периода Дальнего Востока. Мат. Всес. геол. ин-та, общ. сер., 7. — Криштофович А. Н. (1952). Флора Райчихи — новое звено третичной флоры на Дальнем Востоке. Бот. ж., 37, 3. — Страны Латинской Америки. (1949). — Федотов В. В. (1974). Палеофлористические комплексы и стратиграфия райчихинского буроугольного месторождения. В кн.: Вопросы биостратиграфии советского Дальнего Востока. Владивосток. — Федотов В. В. (1975а). О некоторых теплолюбивых представителях эоценовой флоры Райчихи Амурской области. В кн.: Материалы по палеоботанике и стратиграфии континентальных отложений советского Дальнего Востока. Владивосток. — Федотов В. В. (1975б). О систематической принадлежности рода *Nitophyllites*. Палеонтол. ж., 1. — Федотов В. В. (1977а). Новые виды позднеэоценовой флоры Райчихи Амурской области. Бот. ж., 62, 7. — Федотов В. В. (1977б). Северная граница зоны субтропической растительности Дальнего Востока в позднем эоцене (флора Райчихи). В кн.: Жизнь на древних континентах, ее становление и развитие. Тез докл. XXIII сессии Всес. палеонтологич. общ. (21—25 марта 1977 г.). — Dijkstra S. J. (1961). On megaspores, charophyta fruits and some after small fossils from the cretaceous. The Palaeobotanist, 8, 1—2. — Gupta K. M. (1962). Marsilea. — Jonson D. S., M. A. Chrysler. (1938). Structure and development of *Regnellidium diphyllum*. Amer. J. Bot., 25, 3. — La Sota, E. R. de, D. S. Mitchell. (1970). Sobre la presencia de *Regnellidium diphyllum* Lindman (*Marsileaceae — Ptoridophyta*) en Argentina. Darwiniana, 16, 1—2. — Lindman C. A. M. (1904). Regnellidium novum genus Marsiliacearum. Arkiv för Bota-

nik, 3. — Mahabale T. S. (1957). Trends od specialization in the sporocarp and spores in the living and fossil *Marsileaceae*. The Palaeobotanist, 5, 2. — Reed C. F. (1954). Index Marsileata et Salviniata. Boletim da Sociedade broteriana, 28. — Sahni B. (1943). Paleobotany in India. IV. Prog. Rep. 1942. J. Ind. Bot. Soc., 22. — Sahni B., N. S. Rao. (1943). A silicified flora from the Intertrappean cherts round Sausar in Deccan. Proceed. Nat. Acad. Sci. India, 13, 1. — Schultz A. R. (1949). Contribuicoec ao conhecimiento de *Regnellidium diphyllum* Lindman, Lilloa, 17.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 24 VIII 1977.

УДК 581.412 : 581.526.42

М. Т. Мазуренко

О ЖИЗНЕННЫХ ФОРМАХ СТЕЛЮЩИХСЯ ЛЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

M. T. MAZURENKO. ON THE LIFE FORMS OF THE CREEPING SILVICOLOUS PLANTS

Стелющаяся форма роста широко распространена в лесах. Как и на открытых пространствах высокогорий и Арктики, в лесах образование стелющихся растений связано с неблагоприятными условиями, в основном с затенением. Лесные стланики, как и стланики открытых пространств, — производные деревьев, кустарников и кустарничков, а также лиан. Среди лесных стлаников преобладают производные кустарников, большинство из них факультативные стланики с ослабленным плодоношением, меньшинство — облигатные.

В настоящее время уже нет сомнения в том, что неблагоприятные условия явились причиной трансформации в ряду деревья—кустарники—травы, а также образования их производных стелющихся форм: стланцев—стлаников—стланичков.[1] Полегание и укоренение вызвали появление новых признаков, благодаря которым стелющиеся растения заняли огромные пространства высокогорий и высоких широт, т. е. те ниши, куда не смогли проникнуть или где не смогли удержаться высокоствольные деревья и кустарники.

Жизненным формам стелющихся растений посвящена большая литература, последняя наиболее полная сводка принадлежит В. Г. Колищуку (1970), но все исследования касаются стелющихся растений открытых пространств. По-видимому, это связано с тем, что стелющиеся растения на верхней границе леса, в высокогорьях или в тундре являются эдификаторами и там своеобразие их жизненной формы особенно бросается в глаза.

Но, кроме высокогорий и Арктики, стелющиеся древесные растения широко распространены и в более низких широтах, в частности в лесах, на сфагновых болотах. Здесь их образование также связано с неблагоприятными условиями — в первом случае с затенением (Хохряков, 1975), а во втором, по всей видимости, — со специфическим субстратом.

Настоящая работа посвящена лесным стелющимся (ЛС) растениям — стланцам, стланикам, стланичкам. Как и в высокогорьях, они могут быть производными деревьев, кустарников и кустарничков. Форма роста может быть закреплена наследственно (облигатные ЛС) или не закреплена (факультативные ЛС). Последние при улучшении условий приобретают исходную, ортотропную форму роста. Облигатные ЛС независимо от условий произрастания остаются стелющимися и сохраняют эту форму в потомстве. И те и другие широко распространены в лесах разных зон Советского Союза.

---

[1] Определение жизненной формы «стланичек» дано Б. А. Юрцевым (1968), оно совпадает с определением жизненной формы «ползучий кустарничек». У тех и других плагиотропная часть намного (более чем на $^2/_3$) превышает ортотропную.

В лесах европейской части СССР стелющуюся форму роста приобретает липа *Tilia cordata* Mill. В виде стланика встречается калина обыкновенная *Viburnum opulus* L. И та и другая — факультативные стланики. У них от степени затенения зависит и степень простратности. У таких форм, как правило, имеются переходные формы — полустланики,[2] произрастающие в более освещенных местообитаниях. Ярким примером подобной формы служит также бересклет *Euonymus verrucosa* Scop., исследованный И. Г. Серебряковым (1962). Плагиотропные участки его приподнимающихся ветвей в большинстве случаев достигают $^2/_3$ и более длины ортотропных. Подобная жизненная форма обычна и для многих растений в средней полосе европейской части СССР, обитающих в поймах и опушках сырых лесов, например для ивы пепельной *Salix cinerea* L., чернеющей *S. nigricans* (Smith) Enand., ушастой *S. aurita* L.[3] Полустланики, по-видимому, представляют собой переходную форму от ортотропных многоствольных деревьев к настоящим стланикам, факультативным и облигатным.

В лесах европейской части СССР распространены также облигатные стланички, например линнея северная *Linnaea borealis* L., бересклет карликовый *Euonymus nana* Bieb. и барвинок малый *Vinca minor* L. с длинными ползучими побегами.

В Тункинских Альпах (Восточный Саян) мне встречались лесные стланики: смородина *Ribes rubrum* L., жимолость *Lonicera altaica* Pall., багульник *Ledum palustre* L., рододендрон *Rhododendron parvifolium* Adams.

В широколиственных лесах Приморья часто наблюдаются факультативные лесные стланцы, например клены *Acer tegmentosum* Maxim., *A. barbinerve* Maxim., *A. pseudosieboldianum* (Pax) Kom.; в разных условиях их стволики имеют различную степень плагиотропности и разный угол наклона. Так же полегают стволы североамериканского клена *A. circinatum* Pursh (Anderson, 1969). Особенно много в широколиственных лесах Приморья стелющихся кустарников: абелия *Abelia coreana* Nakai, жимолости *Lonicera chrysantha* Turcz., *L. ruprechtiana* Regel и *L. maakii* Rupr., смородина *Ribes mandschuricum* (Maxim.) Kom., рододендрон *Rhododendron mucronulatum* Turcz., сирень *Syringa amurensis* Rupr., карагана *Caragana fruticosa* (Pall.) Bess., бересклеты *Euonymus pauciflora* Maxim., E. *maximowicziana* Prokh. Есть на юге Дальнего Востока и облигатные ЛС, это стланички *Skimmia repens* Nakai, *Pachysandra terminalis* Sieb. et Zucc. и падуб *Ilex rugosa* Fr. Schmidt. Все три вида встречаются на южных Курильских островах и на о. Сахалин в дубняках с примесью курильского бамбука *Sasa kurilensis* (Rupr.) Makino и др.

На Колымском нагорье (Магаданская обл.) факультативные лесные стланики образует смородина печальная *Ribes triste* Pall. и жимолости *Lonicera kamtschatica* (Sevast.) Pojark. (Мазуренко, 1973в) и *L. chamissoi* Bunge.

В тенистых среднеазиатских ореховых лесах стелющийся бересклет *Euonymus koopmanii* Lauche — облигатный стланичек.

Своеобразные растительные формации образуют заросли вечнозеленых кавказских кустарников *Rhododendron ponticum* L. и *Laurocerasus officinalis* Roem., давно привлекающие внимание ботаников (Голицын, 1939; Матикашвили, 1946; Тумаджанов, 1960; Долуханов, 1969, и др.).

---

[2] Под полустлаником мы понимаем жизненную форму кустовидного роста, у которой одна или несколько скелетных осей в центре куста ортотропные, а периферийные — восходящие или простертые на различном протяжении. Соответственно жизненными формами стелющихся растений могут быть полустланцы, полустланики, полустланички.

[3] Многие стелющиеся растения открытых пространств также образуют переходную форму полустлаников. Например, на Колымском нагорье (Магаданская обл.) облигатный сланец *Pinus pumila* (Pall.) Regel на склонах разной экспозиции и в понижениях рельефа произрастает как полустланик, на вершинах же сопок и каменистых плато все его скелетные оси полностью плагиотропные.

Хотя саблевидно изогнутые участки скелетных осей у растений этой формации иногда достигают 2—3 м в высоту, плагиотропные стелющиеся вниз по склону части стволов превышают их ортотропную часть не менее (а обычно и более) чем в 2 раза. Таким образом, по своей жизненной форме они не отличаются от стланцев верхней границы леса, таких как *Quercus pontica* C. Koch и *Betula medwedewii* Regel, описанных Колищуком (1970), и подобны жизненной форме облигатного стланца северо-восточной Азии *Pinus pumila*.

Формация (синузия) вечнозеленых кавказских кустарников (шкэриани) распространена как на открытых пространствах, так и под пологом буковых лесов, что позволяет мне причислить составляющие ее виды к ЛС, не отрицая роли снежного покрова в образовании этой жизненной формы (Голицын, 1939; Долуханов, 1969). Трудно сказать, насколько облигатны эти стланцы. Рододендрон и лавровишня, например, в нижнегорном поясе часто растут как одноствольные деревья, иногда довольно высокие. Лавровишня в приморской полосе Аджарии достигает 10—15 м высоты, рододендрон понтийский — 5 м.

Кроме видов формации шкэриани, в лесах Кавказа встречаются факультативные лесные стланики, образованные калиной восточной *Viburnum orientale* Pall., гордовиной *V. lantana* L. и дафной *Daphne pontica* L.

Безусловно при более детальном исследовании состава жизненных форм лесов разных областей число примеров ЛС увеличится. Но в данной работе я не ставлю такой задачи и привожу лишь некоторые, наиболее типичные примеры с целью показать, что ЛС относятся к самым разнообразным, нередко систематически далеким видам.

При изучении жизненной формы ЛС возник вопрос: каков механизм образования стелющейся формы из прямостоячей? В качестве примеров исследования выбраны ЛС, относящиеся к разным семействам, произрастающие в разных зонах Советского Союза, характеризующиеся разными типами системы побега формирования (СПФ): моноподиальной, моноподиально-симподиальной и симподиальной (Мазуренко, 1973б).

Viburnum opulus L.

Тип ветвления калины обыкновенной моноподиально-симподиальный. Она была исследована в 1971 г. в Псковской обл., в заповеднике «Пушкинские горы».

На осветленных местах, на опушках кусты калины большие, до 3 м высоты, с четырьмя-шестью скелетными осями. В основании этих осей или на их сгибах из спящих почек регулярно появляются ортотропные побеги формирования 1—1.5 м дл., они служат основой для развития СПФ.

На второй год после образования побега формирования его терминальная почка обычно отмирает, реже продолжается нарастание побега. Прирост второго года всегда меньше первого года — 30—40 см, дает одну-две пары листьев и терминальное соцветие. Одновременно от трех-четырех верхних узлов прошлогоднего прироста вырастают боковые побеги (побеги ветвления) также с двумя узлами и терминальным соцветием, а ниже их — в одном-двух узлах — образуются вегетативные побеги ветвления 50—60 см длиной с двумя-четырьмя парами листьев.

На третий год верхние, цветоносные части генеративных приростов отмирают, а из их нижних частей вырастают генеративные побеги второго порядка, и так из года в год, до шестого-седьмого порядков; при этом последние по времени образования побеги формируются все более слабыми, перестают давать соцветия, достигают всего 5—8 см длины и быстро отмирают. Одновременно в основании побегов ветвления разных порядков из коллатеральных почек вырастают побеги дополнения разной величины, которые могут быть генеративными (10—20 см длины) и вегетативными (до 60 см длины) (Мазуренко, Хохряков, 1977). В этом случае они в свою очередь продуцируют 1—2 порядка генеративных побегов ветвления.

Побег формирования к этому времени становится стволиком — основной скелетной осью. Крона, образованная побегами ветвления, поникает и со временем засыхает, а в основании стволика или на его сгибе из спящих почек появляются новые побеги формирования, повторяя описанный основной цикл, который длится 8—10 лет. Таким путем формируются ортотропные основные скелетные оси — основа структуры жизненной формы куста калины обыкновенной (рис. 1, *А*).

Кусты калины, находящиеся в тени, — более мелкие, их стволики раскидистые, побеги формирования 60—80 см длины. На второй год на них образуются только вегетативные побеги ветвления (30—40 см длины), а генеративные появляются на третий-четвертый годы лишь в некоторых узлах. Многие почки остаются спящими. Некоторые побеги отмирают наполовину, другие полностью в первый же год. В СПФ три-четыре порядка побегов ветвления, основной цикл длится 4—6 лет. Затенение вызывает сокращение основного цикла, ослабление плодоношения и более быстрое пригибание стволиков (рис. 1, *Б*).

В затененных ельниках калина образует стелющийся густой ковер из полегших ветвей. Здесь она не цветет, листья имеет мелкие, благодаря чему на первый взгляд ее трудно сравнить с исходной прямостоячей формой опушек. Под густым покровом листьев и молодых побегов лежат плотно переплетенные между собой скелетные оси разного возраста. Некоторые, более долговечные полностью погребены под подстилкой и сухими листьями. В разных частях скелетных осей из спящих почек образуются тонкие побеги формирования 10—15 см длиной с двумя-четырьмя парами листьев.

К концу первого года вегетации побег формирования дуговидно изгибается, а зимой, придавленный снегом, полностью полегает. На второй, а часто и на третий год он дает вегетативные приросты 2—7 см длины. Одновременно на внешней, обращенной к свету стороне на нем могут образоваться боковые побеги ветвления, также вегетативные и такой же длины.

Многие побеги ветвления отмирают уже в первый год, другие подобно побегу формирования нарастают 2—3 года, давая вегетативные приросты. Ветви на второй-третий год, прижимаясь к почве, укореняются в узлах, откуда могут появиться побеги второго порядка, подобные материнским. Они также полегают и укореняются, давая последующие ветви все более высокого порядка. СПФ распластывается на почве, отдаляется от первоначального побега формирования, который постепенно погружается в опавшие листья. Его связь с нарастающими укорененными побегами постепенно ослабевает, и он со временем сгнивает. Роль скелетных осей берут на себя побеги ветвления все более высоких порядков, также постепенно сгнивающие. Система побегов продолжает ветвиться и занимает все большее и большее пространство, получая минеральное питание из почвы благодаря новой придаточной корневой системе. Жизнеспособной остается ее часть, представленная побегами ветвления, — система побегов ветвления (СПВ) (рис. 1, *В*).

В отличие от прямостоячей формы, где боковые побеги появляются четко акротонно, у стлаников они образуются в разных местах материнских побегов, кроме того, их мало — всего 1—2. Некоторые отмирают уже в первый год, другие более долговечны и в случае укоренения могут превратиться в скелетную ось. Таким образом, СПВ составлена разновозрастными побегами, более или менее отличающимися друг от друга.

Одновременно на ветвях разных порядков в местах укоренения появляется много побегов формирования, создающих дочерние системы, которые со временем отделяются от материнских, образуя самостоятельные парциальные кусты, в свою очередь разрастающиеся в разные стороны. Одна система побегов часто напластовывается на другую, что способствует ее погружению и укоренению.

Сравнение описанных форм роста калины показывает, что с ухудшением условий произрастания при умеренном затенении основной цикл

Рис. 1. Формы роста *Viburnum opulus* L.

А — кустарник с ортотропными скелетными осями, Б — полустланик, В — лесной стланичек (система побегов ветвления). 1 — границы годичных приростов, 2 — живые побеги, 3 — отмершие участки побегов, 4 — уровень почвы; *пф* — побег формирования, *пв* — побег ветвления, *пд* — побег дополнения.

сокращается. Но у стелющейся формы побеги разных порядков укореняются, и поэтому основной цикл у нее не сокращается, а как бы растягивается на долгое время. Определить его длительность невозможно, так как после отмирания побега формирования появляются все новые и новые укореняющиеся побеги ветвления. Главной единицей морфогенеза здесь становится не основной цикл, а цикл СПВ, который длится от роста периферийных побегов ветви до их отмирания, начинающегося с базальной части. Чем интенсивнее образование придаточной корневой системы, тем более деревянистые растения становятся похожими на травянистые (Хохряков, 1976).

Среди видов калины факультативные стланики не редкость. В окрестностях г. Тбилиси, в тенистых грабовых лесах одновременно с прямоствольной высокой гордовиной *Viburnum lantana* широко распространена стелющаяся, с полностью погруженными в почву горизонтальными скелетными осями и так же, как калина обыкновенная, формирующая густые ковры переплетенных побегов. Образование лесных стлаников укоренением ветвей я наблюдала у калины восточной *V. orientale* в лиственных лесах Западного Кавказа. Калины Саржента *V. sargentii* Koene и бурятская *V. burejeticum* Regel et Herd. в дубово-широколиственных лесах Приморья растут и как полустланик, и как стланичек.

У всех перечисленных видов калины механизм образования стелющейся формы одинаков. Но длина побегов, длительность их роста, продолжительность жизни парциальных кустов, интенсивность образования придаточных корневых систем, степень полегания и погружения скелетных осей варьируют.

Ribes triste Pall.

У смородины печальной моноподиальный тип ветвления СПФ. Она исследовалась в 1972 г. в Магаданской обл. (пос. Усть-Омчуг).

В разреженных лиственничниках на южных склонах прямостоячие кусты смородины образуют густые заросли. В кусте 5—8 основных скелетных осей, прямых от самого основания или приподнимающихся. Побеги формирования вегетативные, обычно появляются в основании куста и в первый год достигают 20—30 см. На следующий год продолжается их нарастание. Второй прирост равен предыдущему, на нем во втором-пятом верхних узлах развиваются цветоносные побеги с двумя-тремя листьями в основании и терминальной кистью. Почки же в нижних узлах остаются спящими или изредка превращаются в укороченные вегетативные побеги ветвления.

На третий год возникает новый прирост побега формирования; он опять такой же величины, как и предыдущий; на нем развиваются цветоносные боковые побеги. На первом же приросте (уже трехлетнем) они в зимнее время отмирают.

Таким образом, цикл прироста длится всего 2 года, а плодушки (цветоносные и плодоносные побеги ветвления) живут один год. Вегетативные побеги ветвления во всем подобны главному и нарастают в течение 5—7 лет. Побеги ветвления второго и последующих порядков не образуются. На 3—4-летних приростах побегов формирования иногда возникают побеги дополнения, которые в дальнейшем развиваются по типу вегетативных побегов ветвления. На шестой-восьмой, реже десятый год главная скелетная ось, образованная побегом формирования, постепенно отмирает, а на смену от ее основания появляется очередной побег формирования. Цикл развития главной скелетной оси совпадает с основным циклом.

На северных склонах, в условиях затенения часто встречается стелющаяся форма смородины печальной в виде длинных (до 1.5 м), вытянутых вдоль склона скелетных осей с саблевидно приподнимающимися побегами. Ежегодно из их терминальной почки образуется прирост 5—15 см длины. Иногда терминальная почка отмирает, тогда из ближайших одной-двух почек появляются побеги продолжения, также нарастающие дли-

тельное время, до 8—12 лет. На прошлогоднем, двулетнем приросте иногда образуются 1—2 укороченных боковых побега, которые нарастают от 2 до 10 лет, образуя ежегодно небольшие розеточного типа приросты. Они имеют также горизонтальное направление роста. Соцветий на них не бывает. Иногда, так же как и у ортотропной формы, укороченные побеги после нескольких лет образуют удлиненный прирост. Тогда они соприкасаются с почвой, укореняются и, постепенно отдаляясь от материнской оси, вычленяются в самостоятельные парциальные кусты, ветвящиеся как и материнский. Обычно же побеги ветвления отмирают на второй-третий год развития. Часто побегов ветвления и вовсе не бывает. Одновременно с нарастанием главной оси полегают и активно укореняются основания последующих побегов, в результате чего корневая система следует за нарастающей частью. Приподнимается только один, реже два последних прироста.

Tilia cordata Mill.

У липы сердцевидной тип ветвления симподиальный. В лиственных и смешанных лесах европейской части СССР липа — высокое (до 20—25 м) дерево с дуговидно изогнутыми вниз ветвями. В более темных лесах, чаще в хвойных, у северных границ своего ареала или в буковых, на Карпатах, и на Кавказе, стволы у липы более тонкие и слабые. Верхушки стволов легко пригибаются снегом к почве, и в результате этого стволы изгибаются дугой. В следующую зиму они наклоняются еще сильнее. Через несколько лет ветви кроны укореняются и деревце превращается в стланец. В месте укоренения ветвей из спящих почек появляются сильные побеги, образующие очередную генерацию стволиков, растущих, естественно, кустом. Часть материнского ствола, соединявшая «куст» с материнской корневой системой, быстро перегнивает, и остаток его может выпрямиться. При большем затенении липа становится кустообразной, а некоторые ее ветви полностью распластываются. Эта форма роста больше напоминает полупростратный кустарник. Его образование связано с затенением, так же как у вышеперечисленных стлаников и полустлаников. Стволики угнетенной формы живут около 10 (до 30) лет, не более, тогда как стволы прямоствольных деревьев — более столетия.

Подобная форма роста описана для тропических лесов (Richards, 1939; Ричардс, 1962). У видов *Grevia coriaceae* Garke ex Mast. (Западная Африка), *Dimorphandra conjugata* (Splitg.) Sandwith и *Cyrilla antillana* Michx. в болотистых лесах Британской Гвианы (Гайяна) затененные стволы нередко наклоняются до горизонтального положения, и на них образуются порослевые побеги, которые могут стать крупными стволами, также со временем полегающими.

Caragana fruticosa (Pall.) Bess.

Карагана кустарниковая имеет моноподиальный тип ветвления СПФ (рис. 2). Мы изучили ее в 1975 г. в Супутинском заповеднике (Приморский край) в смешанных лесах.

Частично или полностью погруженные в субстрат скелетные оси ее имеют длину до 60 см. Их основания постепенно выгнивают, а с противоположного, периферийного конца ежегодно образуется терминальный плагиотропный побег длиной 3—5 (иногда до 15) см. Одновременно на приросте предыдущего года образуются 2—3 боковых розеточных вегетативных побега, которые после одного-двух лет жизни полностью отмирают. Реже они живут дольше — 5—6, иногда до 10 лет. Редко вместо розеточного прироста образуется более длинный (до 5 см).

Нарастание главной оси длится не бесконечно. Раз в 3—5 лет происходит перевершинивание, т. е. терминальная почка ее отмирает, а ближайший к ней боковой побег берет на себя роль лидирующего (рис. 2). Его приросты увеличиваются, и он ничем не отличается от материнского.

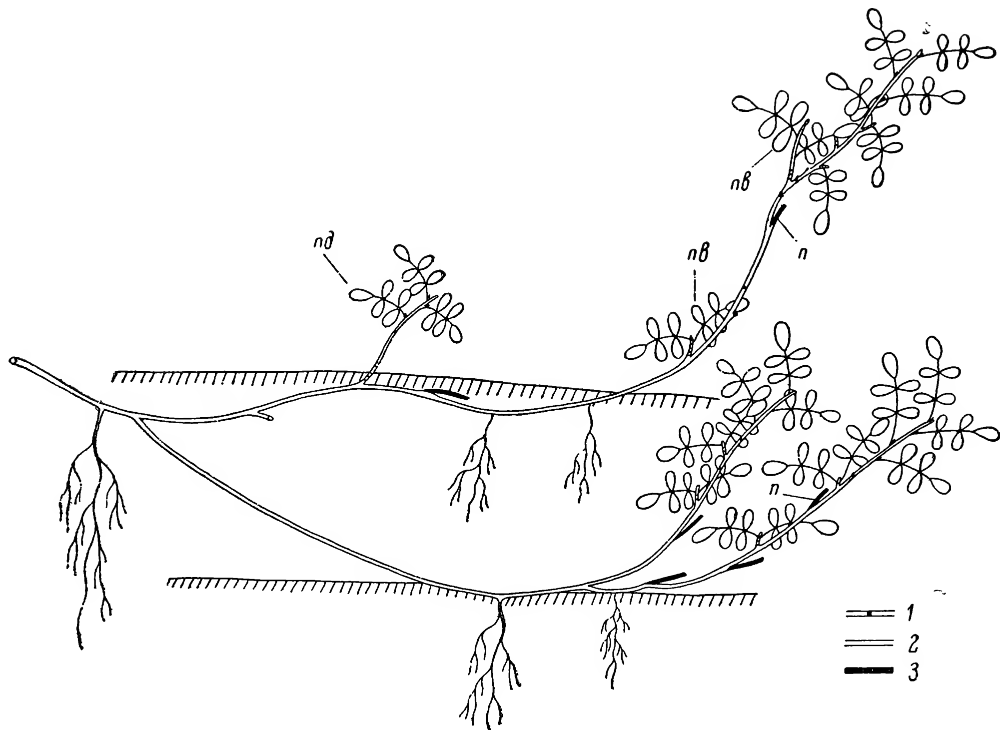


Рис. 2. *Caragana fruticosa* (Pall.) Bess. — жизненная форма лесного стланичка. *п* — место перевершинивания одной дочерней оси. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

На погруженной части легко найти места перевершиниваний по небольшим «пенечкам», оставшимся после отмирания верхушек побегов предыдущего порядка. Главная скелетная ось в своей живой части состоит из не менее чем трех-пяти взаимозамещающихся побегов и живет до 20 лет.

Euonymus maximowicziana Prokh.

У бересклета Максимовича моноподиальный тип ветвления. Изучен нами в Приморье, в смешанно-дубовых лесах в окрестностях г. Владивостока (Богатая Грива).

Тонкие, гибкие побеги разной длины интенсивно ветвятся и уже в год образования полностью полегают и укореняются (рис. 3). После одного-трех лет нарастания верхушка побега отмирает, а ее замещают обычно один, реже два боковых побега, которые ветвятся по типу материнского. Размеры этих побегов различны, в одних случаях они небольшие — 2—5 см длиной, в других случаях плетевидные и могут достигнуть 10—15 см. На многолетних участках образуется много побегов из спящих почек, создающих свои системы ветвления и также полегающих. Основания скелетных осей отмирают, периферические скелетные оси энергично разрастаются в разные стороны. Возраст парциальных кустов разнообразный, иногда около трех-четырех лет. Это бывает в том случае, когда длинные побеги, интенсивно укореняясь, быстро теряют связь с материнским. Иногда густо переплетенные между собой погруженные системы побегов насчитывают до 5—7 порядков разновозрастных скелетных осей.

Rubus hirtus Waldst. et Kit., *Rubus caucasicus* Focke

Своеобразный тип лесного стланика представляют собой ежевики щетинистая и кавказская, обитающие в западном Закавказье. На открытых местах это высокие, до 2 м, кустарники с плакучей формой кроны. В сы-

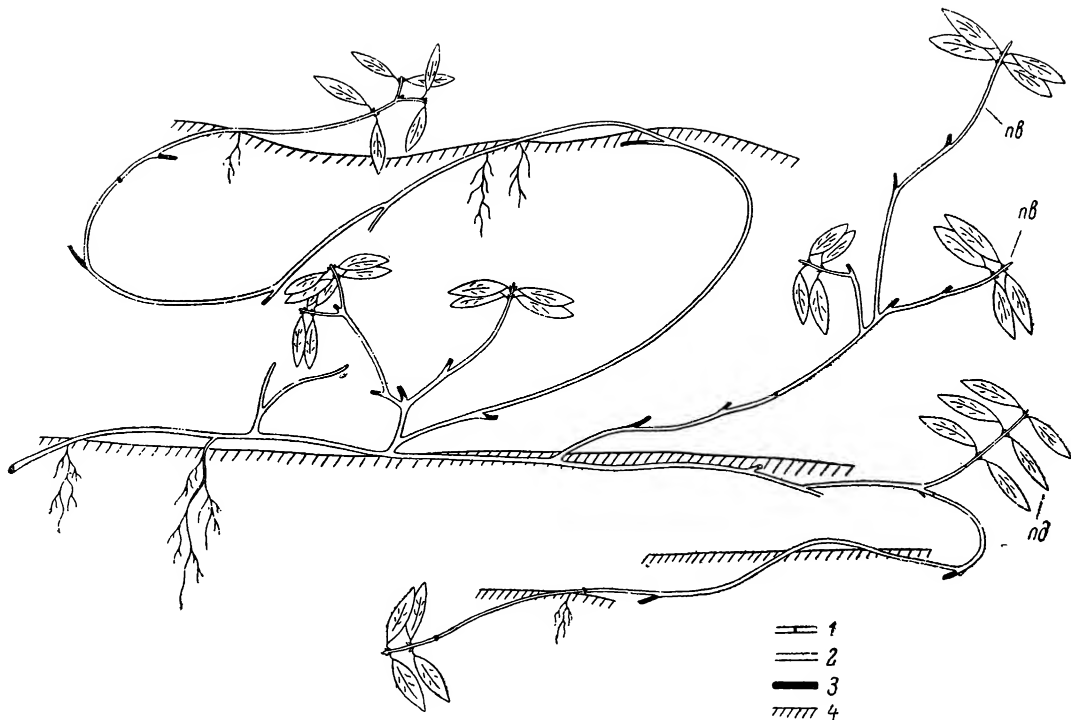


Рис. 3. *Euonymus maximowicziana* Prokh. — жизненная форма лесного стланичка. Обозначения те же, что на рис. 1.

рых затененных лесах плакучие ветви приобретают способность к положительному геотропическому росту и имеют вид воздушных корневищ, быстро растущих в направлении почвы. Достигнув ее, они тут же укореняются и дают пучок ортотропных побегов. Чем тенистее лес и чем выше он расположен в горах, тем ниже эти кустарники и распластаннее их ветви. В конце концов они становятся настоящими стланиками с побегами, укореняющимися только на верхушке, а не по всей их длине.

Иногда ЛС образуется из кустарника, проходя промежуточную стадию лианы, например, как у жимолости этрусской (Мазуренко, 1973а) и японской (Мазуренко, 1972). На то же явление указывает Д. П. Воробьев (1974): сумах восточный *Rhus orientalis* (Greene) Schneider на Сахалине на опушках растет как кустарник, а в лесах превращается в лиану, которая, не найдя опоры, стелется по почве.

В условиях затенения и при отсутствии опоры и многие другие лианы также образуют стланики, например акебия *Aquebia quinata* (Houtt.) Decne. и *Trachelospermum jasminoides* Lem. в Батумском ботаническом саду, плющ обыкновенный *Hedera helix* L. на Карпатах и в Прибалтике, княжики сибирский *Atragene sibirica* L. и охотский *A. ochotensis* Pall. по всей Сибири и на севере европейской части СССР, древогубец округлый *Celastrus orbiculata* Thunb. в Приморье. Однако указать на облигатные стланики, которые имеют безусловное лиановое происхождение, мы пока не можем. Наиболее вероятно оно у барвинков, так как сем. кутровых (*Apocinaceae*) в тропиках представлено в основном лианами.

Фазу стелющейся формы роста некоторые кустарники проходят в начале онтогенеза, как, например, рододендрон сихотинский *Rhododendron sichotense* Pojark. в дубовых лесах в окрестностях Тернея (Приморский край), жимолость алтайская *Lonicera altaica* в горных лесах Восточного Саяна, смородина печальная *Ribes triste* в лиственничниках на затененных северных склонах в окрестностях пос. Усть-Омчуг. У проростков названных растений молодые побеги полегают и укореняются. Несколько лет эти побеги ветвятся в горизонтальной плоскости, затем один из молодых

побегов начинает лидировать и пробивается вверх, становится ортотропным, а стелющиеся постепенно отмирают. По-видимому, это явление аналогично периоду угнетения дуба *Quercus robur* L., когда он растет в виде так называемых «торчков», а также и некоторых тропических деревьев, подрост которых, очень медленно пробиваясь вверх, имитирует форму кроны каждого последующего яруса (Ричардс, 1962).

Облигатных ЛС немного. Все они — стланички. Последнее можно объяснить тем, что такие растения располагаются на лесной подстилке и их судьба всегда связана с сильным затенением верхними ярусами, так как в процессе соматической редукции некоторые виды нашли себе ниши именно здесь.

Linnaea borealis L.

Ярким примером облигатных ЛС служит линнея северная. Это циркумполярный вид северного полушария, связанный с таежными лесами. Тип ветвления у нее моноподиальный. Образование этого стланичка могло идти через факультативную стадию, так как ее отдаленный родственник — абелия корейская — в лесах Приморья легко образует форму факультативного ЛС.

Наблюдения проводились нами на южном берегу оз. Байкал, в смешанном лесу у пос. Мангутай в 1971 г. Морфогенез побеговых систем линнеи своеобразный. Длинные ползучие побеги густо переплетены, над ними возвышаются небольшие веточки с изящными двуцветниками. Ежегодно из терминальной почки плагиотропной плети образуется прирост длиной 30—40 см. На прошлогоднем двулетнем приросте вырастают ортотропные побеги ветвления (как вегетативные, так и генеративные) 1—2 см высотой, с длинным двуцветковым соцветием. На третий год большая часть генеративных побегов отмирает. Таким образом, цикл развития каждого прироста плагиотропной ветви проходит за 2—3 года.

Вегетативные побеги ветвления полегают, после нескольких лет нарастания они или отмирают или укореняются и дают удлиненный, до 30 см, прирост, у которого в свою очередь возникают дочерние побеги ветвления, при этом он укореняется. На пятый-шестой годы этот удлиненный побег настолько отдаляется от материнского, что связь с ним теряется. То же самое происходит и с последующими боковыми ответвлениями. Благодаря этому образуются новые парциальные кусты, которые тоже ветвятся и дают дочерние. Приросты плетей большие, ветвление и нарастание их происходят быстро, одни побеги вскоре напластываются на другие, образуя густой ковер.

Сравнивая линнею с другими ЛС из сем. жимолостных, в частности с калиной обыкновенной (т. е. облигатный стланичек с факультативным), нельзя не заметить общих черт у той и другой жизненных форм: побеги активно нарастают к периферии и укореняются, постепенно отмирая с базального конца; основной способ размножения — вегетативный, благодаря чему парциальные кусты быстро захватывают площадь. Однако облигатные стланики не имеют признаков угнетения, нормально цветут и плодоносят. Их плагиотропные побеги растут и укореняются более интенсивно. По-видимому, именно укоренение полегающих ветвей явилось важным качественным признаком, который позволил ЛС получить такое широкое распространение.

В заключение можно сделать следующие выводы.

1. Кроме открытых пространств, стелющиеся древесные растения распространены и в лесах. Они представлены там стланцами, стланиками, стланичками. Среди лесных стланцев и стлаников преобладают факультативные формы, среди стланичков — облигатные.

2. Становление жизненной формы ЛС связано с приспособлением растений к ухудшению условий существования, главным образом к затенению.

3. Морфологически трансформация прямостоячих древесных растений в лесной стланик связана с пригибанием их ветвей к почве с последующим

укоренением и развитием новых многолетних осей и их систем из спящих почек на укорененной части материнской ветви.

4. Форма роста ЛС варьирует в зависимости от степени затенения. Один и тот же вид в более светлых местообитаниях может произрастать как полустланик, а в более затененных — как стланичек.

5. С усилением затенения основные циклы у кустарников сокращаются, а у стелющихся форм основной единицей морфогенеза становится цикл нарастания системы побегов ветвления. Усиливается вегетативная подвижность.

6. Переход к ЛС может совершаться от различных ступеней основного (деревья, кустарники, кустарнички) или лианового рядов трансформации жизненных форм.

ЛИТЕРАТУРА

Воробьев Д. П. (1974). Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов. — Голицын С. В. (1939). Шкэриани — кустарниковые фитоценозы влажных лесистых гор Аджарии. Тр. Воронежск. гос. унив., II, бот. отдел., 2. — Долуханов А. Г. (1969). Буковые леса Западного Закавказья с подлеском восточной калины. Проблемы ботаники, 9. — Колищук В. Г. (1970). Стелющиеся древесные растения. Докт. дисс. БИН АН СССР. Л. — Мазуренко М. Т. (1972). Особенности морфогенеза жимолости японской. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 65. — Мазуренко М. Т. (1973а). Две формы роста жимолости этрусской в Крыму. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 68. — Мазуренко М. Т. (1973б). Системы побегов и циклы их развития на примере семейства *Caprifoliaceae*. Автореф. канд. дисс. М. — Мазуренко М. Т. (1973в). Формы роста жимолости камчатской. В кн.: Почвы и растительность мерзлотных районов СССР. Магадан.— Мазуренко М. Т., А. П. Хохряков. (1977). Структура и морфогенез кустарников. — Матикашвили В. И. (1946). К изучению биологии вечнозеленого подлеска. Тр. Тбилисск. бот. инст., 9. — Ричардс П. У. (1962). Тропический дождевой лес. — Серебряков И. Г. (1962). Экологическая морфология растений. — Тумаджанов И. И. (1960). Криволесье и стланики бассейна Теберды в связи с ландшафтными сменами субальпийского пояса на северном склоне Большого Кавказа. Проблемы ботаники, 5. — Хохряков А. П. (1975). Закономерности эволюции растений. — Хохряков А. П. (1976). Циклы развития побегов в связи с проблемой «травянистости». В кн.: Проблемы экологической морфологии растений. М. — Юрцев Б. А. (1968). Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов северовостока Сибири. — Anderson H. G. (1969). Grouth form and distribution of vine maple (*Acer circinatum*) on Marys peak, western Oregon. Ecology, 50, 1. — Richards P. W. (1939). Ecological studies on the rain forest of soutern Nigeria. Ecology, 27, 3.

Институт биологических проблем Севера
ДВНЦ АН СССР,
Магадан.

Получено 22 XII 1976.

УДК 581.5 : 581.524.44 (571.651)

С. А. Баландин

СУХИЕ ЩЕБНИСТЫЕ ГОРНЫЕ ТУНДРЫ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧУКОТКИ (ЭКОЛОГО-ФИТОЦЕНОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА, АНАЛИЗ ФЛОРОЦЕНОТИЧЕСКОГО КОМПЛЕКСА). I

S. A. BALANDIN. DRY RUBBLE MOUNTAIN TUNDRAS OF CENTRAL CHUKOTKA (ECOLOGO-PHYTOCOENOLOGICAL CHARACTERISTICS, ANALYSIS OF FLOROCOENOTIC COMPLEX). I

Сухие щебнистые горные тундры играют большую роль в растительном покрове Центральной Чукотки. Приуроченные к выпуклым местоположениям с примитивными скелетными почвами они характеризуются повышенной суровостью экологических условий (температурный, водный и ветровой режимы). Это находит отражение в упрощенности вертикальной структуры сообществ (1—2 надземных яруса) и в усложненности горизонтальной структуры (куртинный и пятнистый типы мозаичности), а также в своеобразии таксономического состава их флористического (флороценоти-

ческого) комплекса на уровне видов, родов, семейств и вышестоящих таксонов (повышение роли систематических групп, характерных для континентальных территорий, а также для Арктики и высокогорий умеренных областей).

Начиная с 1964 г. группа сотрудников Лаборатории Крайнего Севера Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) проводит планомерное флористическое и ботанико-географическое изучение Чукотки. В программу ботанико-географических исследований включено изучение основных флористических (флороценотических) комплексов этого региона. Работая в составе Центрально-Чукотского отряда Полярной экспедиции БИНа в течение полевых сезонов 1973 и 1974 гг., мы собирали материал для характеристики растительности сухих щебнистых горных тундр Центральной Чукотки и анализа свойственного им комплекса видов.

Присутствие комплекса видов обдуваемых сухих открытых участков, откуда зимой сдувается снег («хионофобный комплекс»), специфично для арктических и высокогорных флор. Детальный анализ этого комплекса может пролить дополнительный свет на истоки и пути формирования флор Берингийского, преимущественно гористого, сектора Арктики, где сухие щебнистые горные тундры занимают значительное место в растительном покрове. В связи с крайней суровостью экологических условий этих тундр (водного, температурного и ветрового режимов) интересно проанализировать названный комплекс и с точки зрения адаптации к данному сочетанию экстремальных условий.

Помимо собственных наблюдений, нами были использованы материалы (геоботанические описания сухих щебнистых горных тундр), накопленные в ходе многолетних исследований на Центральной Чукотке другими участниками Полярной экспедиции.[1] Район исследований и пункты сбора материала показаны на рисунке.

Экологические условия и растительность сухих щебнистых горных тундр Центральной Чукотки

Центральная Чукотка — преимущественно горная страна. Бóльшую часть ее территории занимают хребты Чукотского нагорья. Максимальные абсолютные отметки этих хребтов находятся в пределах 1200—1500 м (до 1843 м). В соответствии с климатическим районированием Северо-Востока СССР (Клюкин, 1970) район исследований находится в зоне климата арктической пустыни и арктической тундры. Для этой зоны характерны избыточное увлажнение (коэффициент увлажнения 1.3), очень холодное лето, снежная зима, плотный и неравномерный снеговой покров. Большей части района свойствен резко континентальный климат с очень морозной зимой (средняя температура января ниже —32°) и сильными ветрами (до 40 м/с). Менее континентальный климат (до умеренно континентального) наблюдается лишь вдоль узкой полосы побережья северных морей. Период устойчивых морозов длится с начала октября до первой половины мая. Летом средняя температура наиболее теплого месяца не превышает 4° в северных прибрежных районах (мыс Шмидта) и несколько выше в удаленных от побережья (Иультин — 9.4°). Безморозный период составляет 50—80 дней, но в отдельные годы летом наблюдаются ночные заморозки.

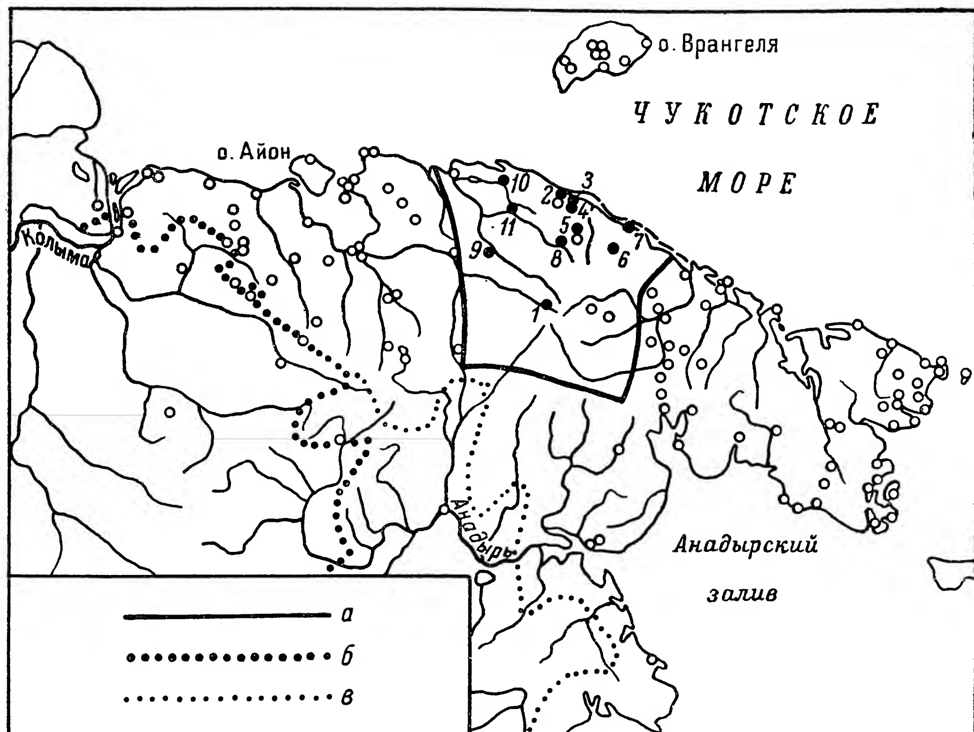
Количество атмосферных осадков за год уменьшается от центра Чукотского нагорья (500 мм) к северному побережью (200 мм) (Клюкин, 1970).

Почвы сухих щебнистых горных тундр примитивные, в большинстве случаев скелетные, с большим или меньшим содержанием щебня (Таргульян, 1970). Горизонт мелкозема маломощен и очень обеднен гумусом.

Центральную Чукотку мы принимаем в границах Центрально-Чукот-

---

[1] Пользуясь случаем, выражаю глубокую благодарность всем членам Центрально-Чукотского отряда Полярной экспедиции БИНа за всестороннюю помощь в работе.



Район исследований и пункты сбора материала.

1 — окр. устья р. Орлиной, *2* — окр. пос. Ленинградский, *3* — окрестности пос. Полярный, *4* — р. Эккичуйгывеемкай, *5* — река Алярмагтын, *6* — ручей Пастбищный (приток р. Экиатап), *7* — мыс Шмидта, *8* — верховья р. Кувет, *9* — окр. оз. Рымыркен, *10* — среднее течение р. Кусьвеем, *11* — устье р. Геунто-2 (приток р. Кувет); *а* — граница района исследований, *б* — граница распространения *Larix gmelinii* на Чукотке, *в* — граница распространения *Pinus pumila* на Чукотке. *Светлыми кружками* показаны остальные пункты детальных флористических и геоботанических исследований Полярной экспедиции Ботанического института АН СССР на Чукотке в 1964—1975 гг.

ского флористического округа, входящего в состав Континентально-Чукотской подпровинции Чукотской провинции Арктической флористической области (Юрцев, 1973, 1974). На основе материалов Чукотской группы Лаборатории Крайнего Севера БИНа флористическое богатство Центральной Чукотки предварительно можно оценить цифрой 425 видов и рас. Численность видов в отдельных конкретных флорах изменяется от 240—300 в удаленных от побережья районах до 150—220 в районах побережья. Эти цифры типичны для конкретных флор восточносибирского сектора Арктики (Толмачев, 1974).

В соответствии с предложенной Б. А. Юрцевым (1966, 1973) схемой зонального деления Чукотской тундры исследуемая территория находится почти целиком в районе гипоарктических тундр, причем в ее северной подзоне; исключение составляет узкая полоса полярного побережья, трактуемая как южный обедненный вариант арктической тундры.

В горных районах Центральной Чукотки выделяются 3 высотные полосы растительности (Юрцев, 1967, 1974): 1) горные типичные тундры (согосподство аркто-альпийских и гипоарктических видов кустарничков), 2) горные арктические тундры (гипоарктические виды кустарничков выпадают или редки, аркто-альпийские виды кустарничков активны и доминируют), 3) высокогорные арктические тундры (аркто-альпийские виды кустарничков и многие травянистые растения исчезают или редки, они вкраплены в лишайниково-моховой покров).

Сухие щебнистые горные тундры приурочены к положительным формам макро- и мезорельефа: вершинам (включая продуваемые седловины), осыпям крутых склонов, выпуклым частям склонов и их шлейфов, внеш-

ним краям нагорных и надпойменных террас. Они занимают, таким образом, наиболее «ветроударные» местообитания. Сходные варианты растительности встречаются также на высоких сухих пойменных галечниках и на щебнистых конусах выноса небольших речек и ручьев. В горных ландшафтах Центральной Чукотки сухие щебнистые горные тундры занимают обширные сплошные участки, образуя более или менее непрерывные массивы площадью до нескольких десятков квадратных километров каждый. Таким образом, это крупные подразделения ландшафта, занимающие автономные местоположения.

Главнейшими экологическими факторами, определяющими внешний облик растительности сухих щебнистых горных тундр, являются их водный и ветровой режимы. Значительное содержание в почве щебня, маломощность мелкоземно-щебнистого горизонта и обедненность мелкозема гумусом (а вследствие этого и коллоидами, связывающими воду) дают возможность атмосферным осадкам почти беспрепятственно проникать через почвенный горизонт и подстилающий его щебень и скатываться по водоупорам в водотоки. Сильные ветры, особенно в верхних поясах гор, увеличивают испарение воды с поверхностного слоя почвы, еще более усугубляя дефицит влаги.

В летнее время сильные ветры неблагоприятно действуют на растения, нанося им механические повреждения частицами выдуваемого мелкозема, а также истрепывая надземные побеги; в связи с этим развитие высоких растений здесь невозможно. Зимой суровые ветры, достигающие 40 м/с, сдувают снег с положительных элементов рельефа, к которым в основном и приурочены сухие щебнистые горные тундры. При такой силе ветра растения подвергаются сильному воздействию снеговой корразии. Кроме того, обнаженный субстрат с зимующими растениями сильно иссушается и промерзает, что создает очень трудную обстановку для их перезимовки.

Таким образом, отрицательные воздействия окружающей среды на растительность сухих щебнистых горных тундр значительно выше зональной нормы. Это налагает особый отпечаток на структуру и флористический состав растительных сообществ данных тундр.

Вертикальная структура исследованных сообществ упрощена. Обычно различаются 1—2 яруса, причем в двухъярусных сообществах нижний ярус составляют лишайники и мхи (преобладают лишайники из родов *Cladonia*, *Cetraria*, *Alectoria*, а также *Thamnolia vermicularis* (L.) Ach.; из мхов характерны *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb. и *Rhacomitrium lanuginosum* (Hedw.) Brid.). Верхний ярус, образованный цветковыми растениями, иногда можно разделить на два подъяруса. Нужно отметить, что листья простратных стланичков и некоторых трав фактически находятся в мохово-лишайниковом ярусе. В одноярусных сообществах мохово-лишайниковый ярус не выражен.

Горизонтальная структура сухих щебнистых горных тундр сложная вследствие неравномерного размещения участков мелкозема (полнее заселенных растениями) среди участков щебня. В исследованных горных тундрах преобладают мозаичные растительные сообщества, среди которых мы выделяем по структуре: к у р т и н н ы е тундры, в которых задернованные участки разобщены, а незадернованные смыкаются; п я т н и с т ы е тундры, где задернованные участки смыкаются, а незадернованные разобщены.

Характер растительности и ее видовой состав в большой степени зависят от того, на каком элементе рельефа располагается растительное сообщество, а также от крутизны склона, положения на склоне, экспозиции, характера субстрата и обогащенности его кальцием.

Как уже отмечалось выше, в вертикальной поясности горной растительности исследуемого района выделяются 3 полосы.

Самую нижнюю высотную полосу горной растительности образуют т и п и ч н ы е г о р н ы е т у н д р ы (подчеркнем, что они относятся к подзоне северных гипоарктических, типичных тундр). Сухие щебнистые

горные тундры занимают здесь внешние края надпойменных террас, частично — нижние трети склонов гор и их шлейфы, нагорные террасы (их внешние края), находящиеся в нижней трети склонов. В растительном покрове этих тундр большую роль играют гипоарктические кустарнички: *Vaccinium vitis-idaea* var. *minus*, *V. uliginosum* var. *microphyllum*, *Empetrum nigrum* s. l. и *Ledum decumbens*. Аркто-альпийские кустарнички (стланички), и в первую очередь *Dryas punctata*, который господствует в большинстве сообществ исследуемых тундр, занимают здесь не меньшее место. Арктостланичковые сухие щебнистые горные тундры (тундры с преобладанием аркто-альпийских простратных кустарничков) приурочены к наиболее дренированным местообитаниям, например к внешним краям нагорных и надпойменных террас. Помимо дриады, в этих сообществах обычны *Diapensia obovata*, *Hierochloë alpina*, *Minuartia macrocarpa*, *M. arctica*, *Artemisia furcata*, *Oxytropis tschuktschorum*, *Luzula confusa*, *Pedicularis amoena* и ряд других видов.

Тундры с преобладанием гипоарктических кустарничков занимают местообитания с менее суровыми условиями; они приурочены к внутренним частям террас (присклоновым частям), нижним частям склонов и их шлейфам. В этих сообществах нередко присутствуют мезофильные травянистые растения, такие как *Polygonum tripterocarpum*, *Artemisia arctica*, *Oxyria digyna*, *Carex podocarpa*, *Hedysarum obscurum*, *Novosieversia glacialis* и некоторые другие.

На некрутых (не круче 10°) склонах южной экспозиции встречаются ксерофитные варианты сухих щебнистых горных тундр, доминантами в которых являются аркто-альпийские кустарнички, субдоминантами — монтанные и аркто-альпийские ксерофиты и мезоксерофиты: *Calamagrostis purpurascens*, *Kobresia bellardii*, *Carex rupestris*. Обычны здесь *Artemisia furcata*, *Potentilla nivea*, *Arenaria capillaris*, *Silene stenophylla*.

На шлейфах склонов и конусах выноса в тех случаях, когда породы умеренно обогащены кальцием, в разнотравно-дриадовых сообществах встречаются гемикальцефильные виды: *Astragalus tugarinovii*, *Carex hepburnii*, *C. glacialis*. На участках южной экспозиции здесь встречаются ксеротермный гемикальцефил *Oxytropis semiglobosa*.

Следующая, вторая, высотная полоса растительности, полоса горных арктических тундр, занимает вершины невысоких сопок (абс. высота 600—800 м), невысокие продуваемые седловины, склоны крутизной до 20—25° и нагорные террасы в средних частях склонов гор. В этой полосе доминантами в растительном покрове сухих щебнистых горных тундр являются аркто-альпийские кустарнички, прежде всего *Dryas punctata*, затем *Diapensia obovata* и *Salix phlebophylla*. Ряд аркто-альпийских кустарничков — *Salix polaris*, *S. rotundifolia*, *S. reticulata*, *Dryas octopetala* — встречается здесь спорадически.

На горизонтальных и слабо пологих участках развиваются пятнистые арктостланичково-разнотравные сухие щебнистые горные тундры; на склоновых участках и на выпуклых перегибах обычно развиваются куртинные арктостланичково-разнотравные сухие щебнистые горные тундры. Из травянистых растений в пятнистых тундрах обычны *Minuartia macrocarpa*, *M. rubella*, *Poa malacantha*, *P. glauca*, *Silene stenophylla*, *Gastrolychnis macrosperma* и некоторые другие. На вершинах и седловинах с известьсодержащим субстратом встречаются *Salix rotundifolia*, *S. reticulata*, *Dryas integrifolia*, *Saxifraga flagellaris* ssp. *setigera*, *Minuartia elegans*. В куртинных тундрах из видов разнотравья характерны *Saxifraga firma*, *S. eschscholtzii*, *S. nivalis*, *Potentilla uniflora*, *Luzula beringensis*.

Следующую высотную полосу занимают высокогорные арктические тундры. Они приурочены к верхним частям склонов гор, их вершинам, а также к высокорасположенным седловинам. Эти местообитания отличаются самыми суровыми условиями, самыми жесткими ветровым, водным и температурным режимами. Растительный покров здесь представлен редкотравными открытыми группировками. Отдель-

ные куртинки растений диффузно распределены по поверхности субстрата. Кустарнички здесь почти полностью исчезают, лишь изредка встречаются куртинки *Dryas punctata*. В основном же растительные группировки образованы травянистыми растениями и немногими видами полукустарничков.

Для вершин и седловин, где наряду со щебнем имеется достаточное количество мелкозема, характерны такие виды, как *Festuca brevissima*, *Poa pseudoabbreviata*, *Gastrolychnis macrosperma* и ряд более обычных в горных тундрах видов. На кальцийсодержащих породах встречается *Festuca baffinensis*.

Для осыпных склонов характерен набор видов, выносящих подвижные субстраты. Аналогичный характер растительности и сходный флористический состав наблюдаются и на осыпях в нижних горных поясах.

Открытые растительные группировки занимают большое место в растительном покрове центральных горных районов Центральной Чукотки, где нередки альпийские формы рельефа (а в связи с этим и осыпи) и вершины достигают наибольших высотных отметок.

Флороценотический комплекс сухих щебнистых горных тундр и его анализ

В растительных сообществах сухих щебнистых горных тундр Центральной Чукотки нами отмечено 158 видов сосудистых растений (35.6% от всей флоры Центральной Чукотки). Среди них выделяется комплекс видов, приуроченных к данным растительным сообществам, характерных для них и играющих значительную роль в сложении растительного покрова этих тундр. Этот комплекс видов, следуя Б. А. Юрцеву и В. В. Петровскому (1971), мы называем флороценотическим комплексом сухих щебнистых горных тундр.

Критерием степени приуроченности видов к исследуемым тундрам мы считаем верность вида. Виды, входящие в выделенный комплекс, имеют верность от 5 до 3 баллов по шкале Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1928, цит. по: Быков, 1973). Выделенный по этому критерию флороценотический комплекс включает 66 видов (14.8% от флоры Центральной Чукотки; 41.8% от количества видов, встречающихся в упомянутых сообществах); остальные же 92 вида, отмеченные в этих тундрах, относятся к сопутствующим и случайно заходящим. Изучаемый комплекс представляет собой одно из подразделений комплекса видов с горной экологией.

Виды данного флороценотического комплекса различаются по широте экологической амплитуды, тяготению к тем или иным элементам рельефа, к тому или иному характеру субстрата и т. д. В пределах этого комплекса выделяются 5 основных экологических групп видов (табл. 1). Характеризуя широту экологической амплитуды, мы использовали качественную шкалу, предложенную Юрцевым (1968, с. 155).

В первую (I) [2] группу включаются виды с широкой экологической амплитудой — гемиэвритопные, тяготеющие к сухим щебнистым горным тундрам, но достаточно обычные и в среднеувлажненных местообитаниях. К ним относятся 14 видов, или 21.2% флороценотического комплекса.

Во вторую группу входят гемистенотопные и стенотопные виды, приуроченные к исследованным тундрам, а в них предпочитающие участки с закрепленным субстратом. Эта группа разделяется на 3 подгруппы: 1) гемистенотопные виды, факультативно «социальные» (не избегающие задернованных участков) — 12 видов (IIа), 2) стенотопные виды, «асоциальные», петрофильные — 12 (IIв), 3) стенотопные виды, «асоциальные», характерные для сильно разрушенного щебнисто-мелкоземистого элювия — 5 (IIс). Всего вторая группа включает 39.9% видов комплекса.

В отдельную, третью группу мы выделяем петрофильные виды подвижных субстратов. Здесь по широте экологической амплитуды выде-

[2] Здесь и далее в скобках указан индекс, под которым растения данной экологической группы (или подгруппы) отмечены в табл. 1.

ТАБЛИЦА

Распределение видов флороценотического комплекса сухих щебнистых горных тундр Центральной Чукотки по экологическим группам

Вид	Экологическая группа и подгруппа	Вид	Экологическая группа и подгруппа
Selaginella sibirica (Milde) Hieron.	IIa	*Ermania parrioides* Cham. et Botsch.	IIIв
Hierochloë alpina (Liljebl.) Roem. et Schult.	I	*Draba stenopetala* Trautv.	IIc
Calamagrostis purpurascens R. Br.	IVв	*D. lonchocarpa* Rydb.	IIв
Poa pseudoabbreviata Roshev.	IIc	*D. nivalis* Liljebl.	IIв
P. glauca Vahl	IVa	*Saxifraga nivalis* L.	IIв
P. malacantha Kom.	I	*S. firma* Litv. ex A. Los.	IIв
Festuca auriculata Drob.	IVa	*S. eschscholtzii* Sternb.	IIa
F. brevissima Jurtz.	IIc	*S. redowskiana* Sternb.	IIIв
F. baffinensis Polunin	V	*Potentilla nivea* L.	IVa
Carex rupestris Bell. ex All.	IVa	*P. elegans* Cham. et Schlecht.	IIв
C. hepburnii Boott	V	*P. uniflora* Ledeb.	IIв
C. glacialis Mackenz.	V	*Potentilla* sp. (ex aff. *P. hyparctica* Malte)	IIв
C. melanocarpa Cham. ex Trautv.	I	*Dryas punctata* Juz.	I
Luzula beringensis Tolm.	IIв	*Astragalus tugarinovii* N. Basil.	IIa
L. confusa Lindb.	I	*A. kolymensis* Jurtz.	IIa
Salix sphenophylla A. Skv.	I	*Oxytropis semiglobosa* Jurtz.	V
S. phlebophylla Anderss.	I	*O. tschuktschorum* Jurtz.	IIa
Polygonum laxmanii Lepech.	IIIa	*Chamaenerion latifolium* (L.) Th. Fries et Lange	IIIa
Claytonia arctica Adams	IIIв	*Arctous alpina* (L.) Neidz.	I
Minuartia rubella (Wahlb.) Hiern.	I	*Diapensia obovata* (Fr. Schmidt) Nakai	I
M. arctica (Stev. ex Ser.) Aschers. et Graebn.	I	*Androsace ochotensis* Willd.	IIa
M. macrocarpa (Pursh) Ostenf.	I	*Dracocephalum palmatum* Steph. ex Willd.	IVв
Gastrolychnis affinis (Vahl) Tolm. et Kozh.	IIв	*Eritrichium aretioides* (Cham.) DC. var. *acaulis* Jurtz. et Petrovsky	IIc
G. macrosperma (A. E. Porsild) Tolm. et Kozh.	IIc	*Pedicularis adamsii* Hult.	IIa
Arenaria capillaris Poir.	IVa	*P. amoena* Adams ex Stev.	IIa
A. tschuktschorum Regel	IVa	*P. lanata* Walp.	I
Silene stenophylla Ledeb.	IIв	*Arnica frigida* C. A. Mey. ex Iljin	I
Dianthus repens Willd.	IVa	*Artemisia glomerata* Ledeb.	IIIa
Ranunculus grayi Britt.	IIIв	*A. furcata* Bieb.	IIa
Papaver microcarpum DC. s. l.	IIв	*Crepis chrysantha* (Ledeb.) Turcz.	IIa
P. pulvinatum Tolm.	IIв	*C. nana* Richards.	IIIa
Dicentra peregrina (Rudolph) Makino	IIIв	*Saussurea tilesii* Ledeb.	IIa
Erysimum pallasii (Pursh) Fern.	IVa	*Senecio resedifolius* Less.	IIa

ляются 2 подгруппы: 1) растения щебнистых осыпей и сухих приречных галечников — 4 вида (IIIa); 2) виды, строго приуроченные к щебнистым осыпям — 5 видов (IIIв). Эта группа включает 13.6% видов комплекса.

Четвертая группа объединяет ксеротермные петрофильные виды закрепленных субстратов, предпочитающие щебнистые склоны южной экспозиции. По широте экологической амплитуды здесь мы выделяем 2 подгруппы: 1) гемистенотопные виды (помимо южных склонов, встречаются иногда на сухих вершинах и галечных гривах высокой поймы) — 8 видов (IVa); 2) стенотопные виды (строго приуроченные к щебнистым южным склонам) — 2 (IVв). Эта группа включает 15.2% видов комплекса.

В последнюю, пятую группу мы включаем виды, тяготеющие к известьсодержащим породам. Сюда входят 4 вида, или 6.1% видов комплекса.

Таксономический анализ флороценотического комплекса

Для выявления основных закономерностей таксономического состава флороценотического комплекса сухих щебнистых горных тундр интересно сравнить его с таксономическим составом всей флоры в целом и всей сово-

купности видов, встречающихся в исследованных сообществах. Целесообразно сравнить наш комплекс (хионофобный по своей природе) с комплексом нивальных видов (хионофильный комплекс) исследуемого района [3] в связи с тем, что режимы основных экологических факторов наиболее резко различаются у типов местообитаний, к которым приурочены эти комплексы видов.

Флороценотический комплекс сухих щебнистых горных тундр включает 66 видов, относящихся к 38 родам и 23 семействам. Приведем эти же показатели в остальных флористических совокупностях (комплексах), используемых для сравнения и анализа: во флоре Центральной Чукотки 425 видов и рас, 145 родов и 45 семейств; в сухих щебнистых горных тундрах — 158 видов, 74 рода и 33 семейства; в хионофильном комплексе Центральной Чукотки — 43 вида, 31 род и 17 семейств. Соотношение систематических групп высшего ранга в сравниваемых флористических выделах показано в табл. 2.

ТАБЛИЦА 2

Соотношение систематических групп высшего ранга в сравниваемых флористических совокупностях

Таксон	Сосудистые споровые				Покрытосеменные							
					однодольные				двудольные			
	А	Б	В	Г	А	Б	В	Г	А	Б	В	Г
Семейства	4/8.9	3/9.1	1/4.4	0/0	6/13.3	4/12.1	3/13	3/17.6	35/77.8	26/78.8	19/82.6	14/82.4
Роды	6/4.1	4/5.4	1/2.6	0/0	32/22.0	12/16.2	6/15.8	7/22.6	107/73.9	58/78.4	31/81.6	24/77.4
Виды	10/2.4	4/2.5	1/1.5	0/0	117/27.8	33/20.9	14/21.2	8/18.6	298/69.8	121/76.6	51/77.3	35/81.4

Примечание. В табл. 2, 3 и 4 приняты следующие условные обозначения: А — флора Центральной Чукотки, Б — комплекс горных видов, В — флороценотический комплекс сухих щебнистых горных тундр Центральной Чукотки, Г — флороценотический комплекс нивальных тундр Центральной Чукотки.

В числителе указано абсолютное число таксонов соответствующего ранга, в знаменателе — их процент от общего числа таксонов данной флористической совокупности.

Обращает на себя внимание уменьшение роли сосудистых споровых растений во флороценотическом комплексе по сравнению с флорой исследуемого района в целом, причем это прослеживается не только на видовом уровне, но и на уровне родов и семейств. Интересно также, что в комплексе видов, встречающихся в изученных сообществах (в дальнейшем мы будем называть его комплексом горных видов, осознавая некоторую условность этого названия), участие сосудистых споровых несколько повышается. Это объясняется тем, что в комплекс горных видов входит значительная часть (40%) сосудистых споровых всей флоры в целом; но экологический оптимум большинства этих видов лежит за пределами сухих щебнистых горных тундр, поэтому мы наблюдаем резкое снижение роли сосудистых споровых во флороценотическом комплексе.

Отчетливо прослеживаются заметное уменьшение роли однодольных и увеличение роли двудольных во флороценотическом комплексе сухих щебнистых горных тундр по сравнению с флорой в целом (также на всех уровнях от видов до семейств). Еще более резко эти изменения пропорций заметны в хионофильном комплексе.

Одни и те же семейства играют различную роль во всей флоре и во флороценотическом комплексе (табл. 3). Несколько уменьшается во флоро-

---

[3] Используемые для анализа данные по хионофильному комплексу любезно предоставлены нам аспирантом БИНа В. Ю. Разживиным, исследующим этот комплекс видов. Пользуемся случаем выразить ему благодарность.

ТАБЛИЦА 3

Место ведущих семейств во флоре Центральной Чукотки и в сравниваемых флористических комплексах

Семейство	А		Б		В		Г	
	место	число видов, %	место	число видов, %	место	число видов, %	место	число видов, %
Poaceae	1	11.8	2	10.1	2	12.1	2—4	11.6
Cyperaceae	2	10.4	4	7.6	6—8	6.1	8—10	4.7
Caryophyllaceae	3—5	7.8	3	9.5	1	13.6	5—7	7.0
Asteraceae	3—5	7.8	1	13.3	3	10.6	1	14.0
Brassicaceae	3—5	7.8	5—6	6.3	4—5	7.6	5—7	7.0
Salicaceae	6	5.7	9—11	3.8	10—12	3.0	5—7	7.0
Rosaceae	7—8	5.4	7—8	5.7	4—5	7.6	11—17	2.3
Saxifragaceae	7—8	5.4	5—6	6.3	6—8	6.1	2—4	11.6
Ranunculaceae	9	5.2	13	2.5	13—23	1.5	2—4	11.6
Fabaceae	10—11	3.5	7—8	5.7	6—8	6.1	0	0
Scrophulariaceae	10—11	3.5	9—11	3.8	9	4.5	0	0
Juncaceae	12	3.3	14—15	1.9	10—12	3.0	11—17	2.3
Ericaceae	13	2.6	9—11	3.8	13—23	1.5	8—10	4.7
Polygonaceae	14	2.2	12	3.2	13—23	1.5	8—10	4.7
Papaveraceae	15	1.9	14—15	1.9	10—12	3.0	0	0

ценотическом комплексе роль наиболее богатого видами во флоре Центральной Чукотки семейства *Poaceae*, хотя оно и остается на одном из первых мест. Значительно уменьшается «удельный вес» *Cyperaceae*, *Salicaceae* и *Ranunculaceae*, большинство видов которых тяготеют к местообитаниям с умеренным и повышенным увлажнением. Увеличивается участие семейств *Caryophyllaceae*, *Rosaceae*, *Fabaceae* и *Scrophulariaceae*. Позиции *Asteraceae*, *Brassicaceae*, *Saxifragaceae* почти не изменяются. Десять ведущих семейств флоры Центральной Чукотки охватывают 70.5% видов, во флороценотическом комплексе этот показатель возрастает до 77.3%. Интересно, что в нивальном комплексе роль семейств, доля которых в исследованном

ТАБЛИЦА 4

Место ведущих родов во флоре Центральной Чукотки и в сравниваемых флористических комплексах

Род	А		Б		В		Г	
	место	число видов, %	место	число видов, %	место	число видов, %	место	число видов, %
Carex	1	7.5	1	7.0	1—3	6.1	5—7	4.7
Salix	2	5.4	3—5	3.8	9—17	3.0	2—4	7.0
Draba	3—4	4.7	6—8	3.2	4—8	4.5	8—31	2.3
Saxifraga	3—4	4.7	2	6.3	1—3	6.1	1	9.3
Pedicularis	5	3.1	6—8	3.2	4—8	4.5	0	0
Potentilla	6—7	2.4	6—8	3.2	1—3	6.1	8—31	2.3
Ranunculus	6—7	2.4	31—74	0.6	18—38	1.5	2—4	7.0
Poa	8—9	2.1	9—14	2.5	4—8	4.5	8—31	2.3
Luzula	8—9	2.1	15—18	1.9	9—17	3.0	8—31	2.3
Festuca	10—14	1.9	3—5	3.8	4—8	4.5	8—31	2.3
Papaver	10—14	1.9	15—18	1.9	9—17	3.0	0	0
Oxytropis	10—14	1.9	9—14	2.5	9—17	3.0	0	0
Stellaria	10—14	1.9	19—30	1.3	0	0	8—31	2.3
Eriophorum	10—14	1.9	0	0	0	0	0	0
Artemisia	15—17	1.6	3—5	3.8	9—17	3.0	8—31	2.3
Minuartia	15—17	1.6	9—14	2.5	4—8	4.5	8—31	2.3
Astragalus	18—19	1.4	9—14	2.5	9—17	3.0	0	0
Senecio	18—19	1.4	9—14	2.5	18—38	1.5	0	0
Taraxacum	20—21	1.2	0	0	0	0	2—4	7.0
Polygonum	22—28	0.9	9—14	2.5	18—38	1.5	0	0
Cardamine	22—28	0.9	31—74	0.6	0	0	5—7	4.7
Erigeron	29—37	0.7	0	0	0	0	5—7	4.7

флороценотическом комплексе повышается, наоборот, либо резко снижается, либо эти семейства выпадают вовсе. Прослеживается и обратная тенденция. При этом нужно отметить, что в семействах, относящихся к однодольным, изменение пропорций в обоих сравниваемых флороценотических комплексах по сравнению с флорой в целом сходны (т. е. роль этих семейств понижается).

Десять ведущих родов флоры Центральной Чукотки включают 36.2% видов; в комплексе горных видов, и особенно во флороценотическом комплексе сухих щебнистых горных тундр, доля этих родов возрастает и равна соответственно 39.2 и 47%. Крупнейший во флоре род *Carex* сохраняет свое ведущее положение и в комплексе горных видов и в исследованном флороценотическом комплексе; в хионофильном комплексе его роль значительно уменьшается (табл. 4). Сохраняют свои позиции во флороценотическом комплексе сухих щебнистых горных тундр роды *Draba*, *Pedicularis*, *Papaver*; увеличивается роль родов *Saxifraga*, *Potentilla*, *Poa*, *Festuca*, *Minuartia*. Доля *Salix* и *Ranunculus*, так же как и семейств, к которым они принадлежат, резко уменьшается. Совсем выпадают в исследованном комплексе такие крупные роды флоры Центральной Чукотки, как *Eriophorum* и *Stellaria*. В хионофильном комплексе на первое место выходит род *Saxifraga*, увеличивается роль *Ranunculus*, *Taraxacum*, *Cardamine*, *Erigeron*. Обращает на себя внимание то, что изменения относительного участия родов в хионофобном и хионофильном комплексах по сравнению с флорой в целом имеют большей частью противоположные тенденции, что указывалось выше и для изменения пропорций семейств.

Таким образом, изменения в таксономической структуре изученного флороценотического комплекса по сравнению со всей флорой Центральной Чукотки связаны с уменьшением роли в нем групп, состоящих в основном из мезофильных и гигрофильных видов. Эти изменения пропорций подчеркивают усиление во флороценотическом комплексе сухих щебнистых горных тундр (по сравнению с флорой Центральной Чукотки в целом) к о н т и н е н т а л ь н ы х черт, проявляющихся в значительной роли семейств *Brassicaceae*, *Rosaceae* (особенно рода *Potentilla*), *Fabaceae* (роды *Oxytropis* и *Astragalus*) и рода *Festuca*, а также усиление а р к т о - а л ь п и й с к и х черт, отражающихся в большой роли семейств *Saxifragaceae* (род *Saxifraga*), *Scrophulariaceae* (род *Pedicularis*) и рода *Draba*.

ЛИТЕРАТУРА

Б ы к о в Б. А. (1973). Геоботанический словарь, 2-е изд. — К л ю к и н Н. К. (1970). Климат. В кн.: Север Дальнего Востока. М. — Т а р г у л ь я н В. О. (1970). Почвы. В кн.: Север Дальнего Востока. М. — Т о л м а ч е в А. И. (1974). Введение в географию растений. — Ю р ц е в Б. А. (1966). Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. — Ю р ц е в Б. А. (1967). Ботанико-географические исследования на западной и центральной Чукотке в 1964—1966 гг. Бот. ж., 52, 7. — Ю р ц е в Б. А. (1968). Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. — Ю р ц е в Б. А. (1973). Ботанико-географическая зональность и флористическое районирование Чукотской тундры. Бот. ж., 58, 7. — Ю р ц е в Б. А. (1974). Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. — Ю р ц е в Б. А., В. В. П е т р о в с к и й. (1971). Об индикационном значении флористических комплексов на Северо-Востоке СССР. В кн.: Теоретические вопросы фитоиндикации. Л.

Московский
государственный университет.

Получено 12 IV 1977.

Н. М. Федорончук

КОНСПЕКТ ПОДРОДА *TRINIA* РОДА *TRINIA* HOFFM. *(APIACEAE)*

N. M. FEDORONCHUK. THE SUMMARY OF THE SUBGENUS *TRINIA* OF THE GENUS *TRINIA* HOFFM. (*APIACEAE*)

Trinia Hoffm. 1814, Gen. Umbell.: 92.

Lectotypus: *T. glaberrima* Hoffm. nom. illeg. (-*T. glauca* (L.) Dumort.).

Subgen. 1. *Trinia*. — *Apinella* Baill. *Eutrinia* Baill. 1879, Hist. Pl. 7 : 223, nom. illeg. — *Trinia* Hoffm. subgen. *Eutrinia* (Baill.) Drude, 1898, Nat. Pflanzenfam. 3, 8 : 189.

Typus: *T. glaberrima* Hoffm. nom. illeg. (-*T. glauca* (L.) Dumort.).

Sect. 1. *Trinia*. — Sect. *Leptopus* Schischk. 1950, Фл. СССР, 16 : 596, 350.

Typus: *T. glaberrima* Hoffm. nom. illeg. (-*T. glauca* (L.) Dumort.).

1. *T. glauca* (L.) Dumort. 1827, Fl. Belg. : 78. — *Pimpinella glauca* L. 1753, Sp. Pl.: 264. — *Seseli pumilum* L. 1759, Syst. Nat. ed. 10, 2 : 962; id. 1763, Sp. Pl. ed. 2 : 372; id. 1771, Mantissa Alt. : 357. — *Pimpinella dioica* L. 1774, Syst. Veg. ed. 13 : 241. — *T. glaberrima* Hoffm. 1814, Gen. Umbell. : 92, nom. illeg. superfl. — *T. stankovii* Schischk. 1950, Бот. мат. (Ленинград) 13 : 159.

2. *T. carniolica* A. Kerner ex Janch. 1908, Österr. Bot. Zeitsch. 58 : 297.

3. *T. dufourii* DC. 1830, Prodr. 4 : 104.

4. *T. multicaulis* (Poir.) Schischk. 1950, Фл. СССР, 16 : 352. — *Pimpinella multicaulis* Poir. 1810, in Lam., Encycl. Mèth. Bot. Suppl. 1 : 684.

5. *T. ramosissima* Ledeb. 1829, Fl. Alt. 1 : 357, non Reichenb. 1832.

5a. *T. ramosissima* ssp. *ramosissima*. — *T. polyclada* Schischk. 1950, Фл. СССР, 16 : 351.

5b. **T. ramosissima ssp. muricata (Godet) Fedoronch. stat. et comb. nova.** *T. muricata* Godet, 1852, Fl. Jura, 1:271, in nota.

Sect. 2. **Levigatus Fedoronch. sect. nova.**

Pedicelli fructiferi filiformes; fructus glabri, laevigati, in jugis obtusiusculis et valleculis latis; vittae valleculares solitariae, parvae, semper distinctae, epitelio pluristratoso. 2n=20.

Typus: *T. kitaibelii* Bieb.

6. *T. kitaibelii* Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 246, p. p. quoad descr. et pl. volhyn. — *Pimpinella ramosissima* Fisch. ex Trev. 1819, Index Sem. Vratisl. : 3. — *Trinia ramosissima* (Fisch. ex Trev.) Reichenb. 1832, Fl. Excurs. : 473, non Ledeb. 1829. *T. ucrainica* Schischk. 1950, Бот. мат. (Ленинград) 13 : 158.

Sect. 3. *Pachypus* Schischk. 1950, Фл. СССР, 16 : 597, 355.

Lectotypus: *T. hispida* Hoffm.

Subsect. 3a. **Hispidae Fedoronch. subsect. nova.**

Vittae valleculares magna, jugalibus fere aequantibus.

Typus: *T. hispida*. Hoffm.

7. *T. hispida* Hoffm. 1814, Gen. Umbell. : 94.

7a. *T. hispida* ssp. *hispida*.

7b. **T. hispida ssp. leiogona (C. A. Mey.) Fedoronch. stat. et comb. nova.** — *Rumia leiogona* C. A. Mey. 1831, Verz. Pfl. Cauc.: 125. — *Trinia leiogona* (C. A. Mey.) B. Fedtsch. 1915, Раст. Туркест.: 608.

8. *T. scabra* Boiss. et Noë, 1856, in Boiss., Diagn. Pl. Or., ser. 2, 2 : 73.

Subsect. 3b. **Biebersteinianae Fedoronch. subsect. nova.**

Vittae valleculares minutissimae.

Typus: *T. biebersteinii* Fedoronch.

9. **T. biebersteinii Fedoronch. sp. nova.** — *T. kitaibelii* Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 246, p. p., quoad pl. taur.; Шишк. 1950, Фл. СССР, 16 : 357; Soó, 1966, Magyar Fl. 2 : 453, in nota; Cannon, 1968, Fl. Europ. 2 : 351.

Radix laeviter rapiformis; caulis a basi vel a medio ramosus, costatus, glaber, 15—35 sm alt; folia radicalia in petiolis laminis brevioribus, basi in vaginam dilatatis, bipinnata, lobi ultimi 7—10 mm lg., breviter mucronulati. Umbellae 4—9-radiatae, radiis parce scabris, rarius glabris; involucrum nullum, involucelli phylla quina, linearia vel subulata, inaequalia; umbellulae multiradiatae, inf fructibus 3—7-radiatae; radii inaequales, incrassatis. Fructus ovati, 3—4.5 mm lg. ad 2—3 (3.5) mm lt., albicantes vel flaventes, jugis valde prominentibus et valleculis anguistis; vittae jugales permagnae, vittae valleculares solitariae, parvae, semper distinctae, epitelio pluristratoso; stereomata in jugis permagna.

T y p u s: «In Tauria legit Compère. Acc. a. D. Prescott 1832» (LE).

A f f i n i t a s. Species singularis; a *T. hispida* Hoffm. praesentia involucelli, fructibus glabris et vittae valleculares parvae leve differt.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 8 II 1977.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 581.9 (47+57)

ИВАН ДАНИЛОВИЧ ЮРКЕВИЧ
(к 75-летию со дня рождения)

N. D. NESTEROVICH, D. S. GOLOD. IVAN DANILOVICH YURKEVICH (TOWARDS 75TH BIRTHDAY)

22 июня 1977 г. исполнилось 75 лет со дня рождения и 50 лет научной, педагогической и общественной деятельности заведующего лабораторией геоботаники Института экспериментальной ботаники им В. Ф. Купревича Академии наук БССР, академика АН БССР, Заслуженного деятеля науки Белорусской ССР, лауреата Государственных премий СССР и БССР, президента Белорусского республиканского ботанического общества Ивана Даниловича Юркевича.

И. Д. Юркевич — выходец из крестьянской семьи — родился в 1902 г. в деревне Сергеевичи Игуменского уезда Минской губернии (ныне Пуховичский р-н Минской обл.). Он принадлежит к плеяде ученых, которым широкий путь в науку открыла Великая Октябрьская социалистическая революция.

Окончив в 1924 г. Марьиногорский сельскохозяйственный техникум, Иван Данилович начал свою трудовую деятельность помощником лесничего Цельского лесничества, а затем лесничим Пуховичского лесничества Минской обл.

Увлеченность своей профессией и неудержимая тяга к знаниям приводят И. Д. в Белорусскую сельскохозяйственную академию на лесной факультет (1926 г.), который со званием инженера лесного хозяйства он успешно окончил в 1930 г. С этого времени вся трудовая деятельность И. Д. теснейшим образом связана с развитием лесоведения и биологической науки, лесотехнического образования в республике и подготовкой инженерных кадров, с запросами и становлением сельского и лесного хозяйства советской Белоруссии.

Еще будучи студентом академии И. Д. проявил интерес к биологии местных и интродуцированных древесно-кустарниковых пород Белоруссии. В эти годы им выполнено первое самостоятельное исследование на тему «Ирга обыкновенная как подлесок», результаты которого в 1933 г. были опубликованы в «Трудах Биологического института АН БССР».

Как успешно окончивший академию И. Д. направляется в аспирантуру при кафедре лесоводства и дендрологии Белорусского лесотехнического института им. С. М. Кирова (г. Гомель). В течение двух лет он прошел программу аспирантской подготовки и выполнил оригинальную работу на тему «Дубово-грабовые насаждения южной части БССР».

По окончании аспирантуры в 1932 г. Иван Данилович назначается ассистентом, год спустя избирается на должность доцента, а затем профессора и заведующего кафедрой лесоводства и дендрологии того же института. Достигнутые успехи в научно-педагогической работе в этот период отмечены присвоением Ивану Даниловичу в 1933 г. квалификационной комиссией Наркомлеса СССР ученого звания доцента, а в 1937 г. присуждением Ученым советом Ленинградской лесотехнической академии им. С. М. Кирова ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук.

Большое трудолюбие, неиссякаемая творческая энергия, настойчивость и огромная любовь к своей специальности позволили И. Д. быстро стать замечательным педагогом и крупным ученым-исследователем.

Наряду с научно-педагогической деятельностью в лесотехническом институте И. Д. одновременно занимался научно-исследовательской работой в Белорусском научно-исследовательском институте лесного хозяйства (г. Гомель). 23 года трудовой деятельности отдано этому институту, где он прошел путь от научного сотрудника до заместителя директора по научной работе.

За предвоенный период им опубликовано свыше 40 научных работ. И. Д. — неоднократный организатор и участник научных экспедиций по Белоруссии. Так, в 1931 г. он принимал участие в комплексной экспедиции по изучению лесов южной части БССР. В результате выполнена большая работа по дубово-грабовым лесам, в которой впервые была дана классификация грабовых дубрав с детальным описанием выделенных типов леса. В 1932 г. И. Д. руководил экспедицией по изучению естественного возобновления сосновых лесов республики, при этом особое внимание было уделено исследованию генезиса и возобновительных процессов вересковых боров. Собранный огромный фактический материал был обобщен в специальной монографии «Естественное возобновление сосны на концентрированных вырубках в борах-вересчатниках БССР», которая по своему научно-теоретическому и практическому значению не утратила ценности до настоящего времени.

Проблема естественного возобновления леса в то время имела для лесного хозяйства республики исключительную актуальность. И. Д. включается в разработку ее основного вопроса — изучения закономерностей возобновления и формирования естественных молодняков главнейших древесных пород в связи с особенностями их биологии, экологическими факторами и проводимыми хозяйственными мероприятиями. Им выполнен цикл исследований, результаты которых изложены в сводной работе «Естественное возобновление в водоохранных лесах БССР» (1939). В ней рекомендуемые практические мероприятия следуют из выявленных закономерностей и рассматриваются с точки зрения водоохранного и почвозащитного значения леса. За оригинальность проведенного исследования и большую практическую значимость эта работа была удостоена премии Президиума республиканского совета БелНИТОлес. За разработку мероприятий по лесовосстановлению И. Д. было предоставлено почетное право стать участником Всесоюзной сельскохозяйственной выставки. Он был награжден значком «Отличник Главлесоохраны при СНК СССР», а его имя было занесено в Книгу почета.

Много внимания уделял И. Д. изучению и научному обоснованию систем и способов рубки в лесах БССР в связи с типами и естественным возобновлением леса, а также разработке биологических основ проведения постепенных и выборочных рубок, им предложено теоретическое обоснование лесоводственных мероприятий по выращиванию высококачественной древесины твердолиственных пород (ясень, дуб, клен), которые нашли широкое применение в практике лесоводства.

Большое место в исследованиях И. Д. Юркевича занимают работы по изучению плодо- и семяношения основных лесообразующих пород Белоруссии. Им изучено влияние на репродуктивную способность этих пород состава и полноты насаждений, фитоклимата и некоторых метеорологических факторов в связи с типами леса. Эти работы в течение многих лет проводились на стационарах в Жорновской, бывших Горецкой и Вилятичской лесных опытных станций. В результате выявлен ряд интересных закономерностей в периодичности плодо- и семяношения, обсеменяемости вырубок и прогалин в зависимости от направления лесосек, сроков проведения рубок и экологических факторов.

Оригинальным, теоретически и практически важным является цикл работ по изучению эколого-биологических свойств, гуттаносности и агротехники возделывания отечественного гуттаперченоса — бересклета

бородавчатого. Исследования в этом направлении И. Д. начаты в 1935 г. Однако наиболее интенсивно над этой проблемой как имеющей важное значение он работает в период Великой Отечественной войны, находясь в Боровской ЛОС Оренбургской обл., куда был эвакуирован БелНИИЛХ.

В результате им впервые была установлена зависимость содержания гутты в бересклете от типов леса и почвенно-грунтовых условий, от времени года и фаз развития растения; выявлена корреляционная связь между смолами и гуттой; изучены ареал и географическое распространение этого технически ценного кустарника на территории европейской части СССР. Многолетние исследования по этой проблеме были обобщены в его диссертации «Распространение, продуктивность и гуттаносность Euonymus verrucosa Scop., произрастающего в европейской части СССР», которую он успешно защитил в 1948 г., и решением Ученого совета Института леса АН СССР ему была присуждена ученая степень доктора сельскохозяйственных наук. Несколько позднее им опубликована монография «Исследования отечественного гуттаперченоса — бересклета бородавчатого» (1950). За разработку агротехники возделывания бересклета и методов обогащения его корней и стеблей гуттой в 1951 г. И. Д. с группой ученых был удостоен Государственной премии СССР.

Крупные исследования И. Д. Юркевичем выполнены в области сезонного развития растений. Организация этих исследований на территории Белоруссии начата профессором С. П. Мельником. В результате многолетних исследований изучено сезонное развитие ели европейской, сосны обыкновенной, дуба черешчатого, ясеня обыкновенного, клена остролистного, березы бородавчатой, березы пушистой, ольхи черной, ольхи серой, лиственниц, некоторых кустарников и кустарничков. За руководство лесофенологическими исследованиями в БССР и научные работы по фенологии растений Географическое общество СССР в 1959 г. наградило И. Д. Почетной грамотой.

Много внимания И. Д. Юркевич уделяет вопросам лесной типологии. Еще в 1940 г. им была опубликована первая эдафо-фитоценотическая классификация лесов Белоруссии, вошедшая в справочную литературу, в практику организации лесоустроительных работ и лесотипологических исследований. В 1948 г. эта классификация была уточнена и опубликована в специальной брошюре «Типы лесов Белорусской ССР. (Краткий очерк)». Совершенствованию этой классификации И. Д. уделяет постоянное внимание и сейчас.

Особенно любимым объектом И. Д. были белорусские дубравы. Их изучению отдано много кропотливого труда. Результаты более чем 20-летних исследований обобщены в крупной монографии «Дубравы БССР и их восстановление», вышедшей двумя изданиями (1951, 1960).

Плодотворная научная деятельность И. Д. была высоко оценена: в 1953 г. его избрали членом-корреспондентом АН БССР. С этого времени он постоянно работает в Академии наук БССР, где вначале заведует лабораторией лесоводства, а в 1954 г. назначается директором Института леса АН БССР. В 1956 г. после объединения Института леса с БелНИИЛХом и перевода его в г. Гомель И. Д. переходит на работу в Институт биологии (ныне Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича) АН БССР, где организует Отдел геоботаники, который возглавляет по настоящее время. В этом же году он избирается академиком Академии наук БССР.

В Отделе геоботаники (ныне лаборатория геоботаники) под руководством и при непосредственном участии И. Д. начинает разворачивать в широком масштабе планомерное изучение лесной, луговой и болотной растительности. Проблемы современной геоботаники становятся центральными в исследованиях И. Д. и возглавляемого им коллектива. При этом они ведутся как в области теории изучения растительных сообществ, так и мобилизации растительных ресурсов для нужд народного хозяйства республики. Будучи последователем академика В. Н. Сукачева И. Д. методически проводит в практику биогеоценологический

принцип в геоботанических исследованиях. Основное внимание уделяется комплексному изучению фитоценозов и эдафотопов как важнейшей составной части биогеоценоза, разработке теоретических принципов классификации, районирования и картографирования растительного покрова, вопросам практического использования полученных результатов.

Изучение лесной растительности позволило выявить основные закономерности географического размещения, формирования, развития и продуктивности фитоценозов главнейших лесных формаций Белоруссии. Итоги этих исследований обобщены в ряде крупных монографий: «Сероольховые леса и их хозяйственное использование» (И. Д. Юркевич, В. С. Гельтман, В. И. Парфенов, 1963), «География, типология и районирование лесной растительности Белоруссии» (И. Д. Юркевич, В. С. Гельтман, 1965), «Типы и ассоциации черноольховых лесов (по исследованиям в БССР)» (И. Д. Юркевич, В. С. Гельтман, Н. Ф. Ловчий, 1968), «Типы и ассоциации еловых лесов» (И. Д. Юркевич, Д. С. Голод, В. И. Парфенов, 1971), «Типы и ассоциации ясеневых лесов» (И. Д. Юркевич, В. С. Адерихо, 1973), «Биологическая продуктивность типов и ассоциаций сосновых лесов» (И. Д. Юркевич, Э. П. Ярошевич, 1974). Они изложены также в ряде статей.

Большие работы проведены по исследованию болотной и луговой растительности Белоруссии. Особенно значительный вклад внесен в изучение экотопов, фитоценотической структуры и продуктивности болотно-луговых фитоценозов, а также их динамики под воздействием осушительных мелиораций, что позволило установить связь между отдельными классификационными единицами современной растительности и коренными типами растительности, выделить ее подзональные варианты. Результаты этих исследований опубликованы И. Д. Юркевичем в многочисленных статьях совместно с Е. А. Кругановой, Н. А. Буртыс, Н. И. Петручук, С. Р. Щербач, Г. А. Ким, Л. П. Смоляком, Е. Г. Петровым и др.

Итогом многолетних исследований растительности республики явилась монография «Растительный покров Белоруссии с „Картой растительности Белорусской ССР“ масштаба 1 : 1 000 000» (1969).

Картографические работы в Белоруссии получили развитие лишь с 1964 г. Геоботаническое картографирование стало одним из основных научных направлений Лаборатории, возглавляемой академиком И. Д. Юркевичем. Данная область геоботанических исследований — новая и перспективная для республики. В результате этих работ, проведенных многоплановых исследований и обобщения обширного фактического материала впервые создана серия геоботанических карт Белорусской ССР — от обзорных (М. 1 : 2 500 000, 1 : 1 000 000) до детальных крупно- и среднемасштабных (М. 1 : 600 000, 1 : 300 000 и др.). Эти карты имеют не только научно-теоретическое, но и большое народнохозяйственное значение, являясь основой для проектирования и размещения промышленных и мелиоративных объектов, выделения рекреационных зон и охраняемых территорий, при разработке мероприятий по рациональному комплексному использованию земельных и растительных ресурсов, охране окружающей среды.

Состоявшаяся в 1976 г. в Минске выездная сессия Научного совета Академии наук СССР по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» дала высокую оценку результатам исследований лаборатории геоботаники. В частности, в резолюции сессии Научного совета АН СССР записано: «Отметить существенный вклад в развитие ботанической науки и высокий научно-методический уровень исследований белорусских ботаников, а также активную работу по координации научных исследований республиканского отделения Научного совета. Особо отметить весьма плодотворную работу белорусских геоботаников в области картографирования, обеспечившую в течение последних 12 лет составление серии карт растительности различных масштабов, что обеспечило выход республики

на передовые позиции в стране. Отметить значительные достижения геоботаников Белоруссии в области изучения растительного покрова и разработки основ его охраны, а также серьезные успехи в реализации рекомендаций белорусских геоботаников по рациональному использованию растительного покрова республики».

За большие заслуги в развитии биологической науки в республике, вклад в коммунистическое строительство И. Д. Юркевичу в 1968 г. присвоено почетное звание Заслуженного деятеля науки Белорусской ССР, а за цикл работ по изучению растительного покрова республики (монографии «Растительный покров Белоруссии с „Картой растительности Белорусской ССР“ масштаба 1 : 1 000 000», «Типы и ассоциации черноольховых лесов (по исследованиям в БССР)» и «Типы и ассоциации еловых лесов») Ивану Даниловичу и руководимой им группе сотрудников (В. С. Адерихо, Н. А. Буртыс, В. С. Гельтман, Д. С. Голод, Е. А. Круганова, Н. Ф. Ловчий, В. И. Парфенов, П. Я. Петровский, Л. П. Смоляк) Центральным Комитетом Коммунистической партии Белоруссии и правительством республики в 1972 г. присуждена Государственная премия БССР.

И. Д. уделяет постоянное внимание вопросам внедрения полученных результатов в практику народного хозяйства. Разработанная им классификация лесов вот уже около 40 лет используется в лесохозяйственном производстве, трижды, согласно ей, проведены лесоустроительные работы на всей территории Белоруссии. Лесотипологическая классификация и районирование положены в основу составления проектов организации лесного хозяйства. Рекомендации и научные разработки используются на всей территории республики при проведении лесохозяйственных и лесовосстановительных мероприятий.

Огромный труд вложен И. Д. Юркевичем в обобщение материалов и разработку научно-технического прогноза изменения растительности Белорусского Полесья под влиянием осушительной мелиорации (1970), комплексного использования природных ресурсов Белорусского Полесья до 1990 г. (1972), возможных изменений в биосфере в результате развития отраслей народного хозяйства БССР в перспективе до 2000 г. (1975). Эта работа требовала не только глубокого знания прошлого и анализа настоящего, но и научно обоснованного предвидения судьбы растительного мира в будущем в связи со все возрастающей его эксплуатацией и техногенным воздействием.

И. Д. Юркевич не только видный ученый и педагог, но и крупный организатор ботанической науки в Белоруссии. Он много внимания уделял развитию лесоведения и ботаники будучи многие годы заместителем директора по научной работе БелНИИЛХа, директором Института леса АН БССР, директором Института экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича АН БССР, заместителем академика-секретаря Отделения биологических наук АН БССР.

Много сил и энергии Иван Данилович отдает общественной работе. На протяжении более чем 20 лет он бессменный президент Белорусского республиканского ботанического общества. Под его руководством общество выросло в крупную научную организацию, объединяющую свыше 540 ботаников республики. Общество ведет большую научно-пропагандистскую и организационную работу. Оно опубликовало 19 выпусков ежегодного сборника «Ботаника», получившего широкую популярность не только в нашей стране, но и за рубежом. Огромную работу И. Д. проводит будучи многие годы председателем Научного совета АН БССР по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира», председателем специализированного Ученого совета по защите докторских диссертаций, председателем секции Комитета по Государственным премиям БССР, членом Президиума Совета ВБО, членом ряда смежных проблемных советов АН СССР и АН БССР, членом Научно-технического совета Министерства лесного хозяйства БССР, членом редколлегий ряда периодических («Лесоведе-

ние», «Доклады Академии наук БССР») союзных и республиканских изданий, а также ежегодных сборников («Ботаника», «Заповедники Белоруссии и др.).

И. Д. Юркевич — член КПСС с 1927 г. Весьма знаменательно, что его трудовой юбилей совпадает с другой замечательной датой — 50-летием пребывания в рядах КПСС.

За период своей трудовой деятельности И. Д. опубликовал около 500 научных работ, в том числе 12 монографий. Свыше 50 монографий и сборников вышли из печати под его редакцией. Им подготовлены сотни высококвалифицированных специалистов для лесного хозяйства и лесной промышленности. Под его научным руководством защищены 26 кандидатских и 4 докторские диссертации.

Плодотворная научно-педагогическая и общественная деятельность И. Д. Юркевича высоко оценена партией и правительством. Он награжден двумя орденами Трудового Красного Знамени, тремя медалями и четырьмя Почетными грамотами Верховного Совета БССР. И. Д. — семикратный участник ВДНХ СССР, где его работы отмечены четырьмя медалями, в том числе — одной золотой. За вклад в развитие ботанической науки и активное участие в проведении XII Международного ботанического конгресса (Ленинград, 1975) он награжден Памятной медалью Конгресса, а за развитие лесобиологической науки и тесное международное научное сотрудничество — Почетным дипломом и Золотым Знаком Польского лесного общества Академии наук ПНР.

Академик И. Д. Юркевич — человек редкой работоспособности, широкой эрудиции, высокой научной принципиальности.

В свои 75 лет он полон энергии и новых творческих замыслов. Благодарные ученики, коллеги по работе, все близко знающие сердечно поздравляют нашего юбиляра. Желаем дорогому Ивану Даниловичу крепкого здоровья, долгих лет жизни и новых творческих свершений на благо развития советской ботанической науки.

СПИСОК ОСНОВНЫХ ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ И. Д. ЮРКЕВИЧА

1934. Натуральнае ўзнаўленне сасны на канцэнтраваных вырубках у барах-верасчатніках БССР. Мінск, 107 с.

1936. Натуральнае ўзнаўленне дубово-ялова-грабавых лясоў БССР. Мінск, 72 с. (Совместно с С. К. Ляховичем).

1939. Естественное возобновление в водоохранных лесах БССР. Минск, 68 с.

1948. Типы лесов Белорусской ССР. (Краткий очерк). Минск, 48 с.

1950. Исследования отечественного гуттаперченоса — бересклета бородавчатого. Минск, 230 с.

1951. Дубравы Белорусской ССР и их восстановление. Минск, 217 с.

1952. Содействие естественному возобновлению леса. Минск, 70 с.

1954. Естественное и искусственное возобновление дуба в БССР. Минск, 36 с.

1958. Геоботаническая карта БССР. Масштаб 1 : 4 000 000. В кн.: Атлас Белорусской Советской Социалистической Республики. Минск — Москва, 46 с. (Совместно с В. С. Гельтманом).

1960. Дубравы БССР и их восстановление. Изд. 2-е, исправл. и доп. Минск, 270 с.

1963. Сероольховые леса и их хозяйственное использование. Минск, 142 с. (Совместно с В. С. Гельтманом и В. И. Парфеновым).

1965. География, типология и районирование лесной растительности Белоруссии. Минск, 288 с. (Совместно с В. С. Гельтманом).

1966. Леса Белорусской ССР. В кн.: Леса СССР, т. 2. М. : 139—219. (Совместно с В. С. Гельтманом).

Сезонное развитие ели обыкновенной. Минск, 72 с. (Совместно с Д. С. Голодом).

1968. Типы и ассоциации черноольховых лесов (по исследованиям в БССР). Минск, 376 с. (Совместно с В. С. Гельтманом и Н. Ф. Ловчим).

1969. Лесотипологические таблицы. (Пособие для лесоводов, лесоустроителей и студентов). Минск, 51 с.

Растительный покров Белоруссии с «Картой растительности Белорусской ССР» масштаба 1 : 1 000 000». Минск, 176 с. (Совместно с В. С. Гельтманом, Д. С. Голодом, Н. Ф. Ловчим, Е. А. Кругановой, В. С. Адерихо, Н. А. Буртыс и др.).

Совершенствование рубок в связи с типами и естественным возобновлением леса. Минск, 120 с. (Совместно с Д. С. Голодом).

1971. Типы и ассоциации еловых лесов. Минск, 352 с. (Совместно с Д. С. Голодом и В. И. Парфеновым).

1973. Типы и ассоциации ясеневых лесов. Минск, 256 с. (Совместно с В. С. Адерихо).

1974. Биологическая продуктивность типов и ассоциаций сосновых лесов. Минск, 294 с. (Совместно с Э. П. Ярошевич).

1975. Карта раслiннасцi Беларускай ССР, масштаб 1 : 2 500 000. В кн.: Беларуская Савецкая Энцыклапедыя, т. 12. Мiнск (вклейка). (Совместно с Д. С. Голодом и В. С. Адерихо).

1977. Карта растительности Белорусской ССР, масштаб 1 : 600 000, ГУГК при СМ СССР, М. Под ред. акад. АН БССР И. Д. Юркевича и канд. биол. наук Д. С. Голода. (Совместно с В. С. Адерихо, В. И. Бандуриным, Д. С. Голодом, Е. А. Кругановой и Н. И. Петручук).

Леса Белорусского Полесья. Минск, 288 с. (Совместно с Н. Ф. Ловчим и В. С. Гельтманом).

Н. Д. Нестерович, Д. С. Голод.

Белорусское республиканское ботаническое общество, Минск.

Получено 6 VI 1977.

УДК 92 : 581.9 (47+57)

ВИКТОР ВАСИЛЬЕВИЧ БЛАГОВЕЩЕНСКИЙ
(к 60-летию со дня рождения)

V. S. SHUSTOV, YU. A. PCHYOLKIN, N. S. RAKOV. VIKTOR VASILYEVICH BLAGOVESHCHENSKY. (TOWARDS 60TH BIRTHDAY)

Виктор Васильевич Благовещенский родился 28 января 1917 г. в Перми в семье инженера железнодорожного транспорта. Вскоре семья Благовещенских переезжает в Надеждинск (ныне г. Серов). Уже в школьные годы В. В. приобщается к изучению природы, совершает длительные ботанические экскурсии, пробует определять собранный материал, монтирует гербарий. На его увлечение обратил внимание ботаник Г. А. Благовещенский, который и подарил В. В. определитель растений. Возможно, именно этот подарок окончательно решил судьбу любознательного мальчика.

В 1933 г. В. В. поступил на биологический факультет Пермского университета. Его студенческие годы были насыщены серьезной исследовательской работой. Под руководством А. А. Генкеля он принимал участие в описании Зайсанской полупустыни, а студентом IV курса уже самостоятельно проводил исследования в Красноярском крае. По материалам студенческих исследований В. В. опубликовал первую научную статью.

Закончив с отличием университет, он поступил в аспирантуру к выдающемуся советскому геоботанику В. В. Алехину и под его руководством подготовил кандидатскую диссертацию «Растительные отношения на Клинско-Дмитровской гряде Московской области», которую успешно защитил.

Война прервала научную работу В. В. — 10 июля 1941 г. он был призван в армию. В составе танкового полка гвардии лейтенант Благовещенский участвовал в боевых операциях на Калининском, Брянском и I Украинском фронтах. Был дважды ранен. В. В. награжден орденом Красной Звезды, медалями «За отвагу», «За взятие Праги», «За взятие Берлина», «За победу над Германией в Великой Отечественной войне 1941—1945 гг.», «Пятьдесят лет вооруженных сил СССР», «Двадцать лет победы в Великой Отечественной войне 1941—1945 гг.», «25 лет победы в войне 1941—1945 гг.», «Участнику войны XXX лет победы в Великой Отечественной войне 1941—1945 гг.», значком «Ветеран 4-й Гвардейской танковой армии». В мирное время В. В. награжден медалью «За доблестный труд в ознаменование 100-летия со дня рождения В. И. Ленина», значком «Почетный член Всероссийского общества охраны природы».

После демобилизации, в сентябре 1945 г., он приезжает в Ульяновск, где в течение 20 лет заведует кафедрой ботаники Ульяновского педагогического института. Становление кафедры неотделимо от деятельности В. В. Благовещенского. Под его руководством коллектив кафедры развернул большую и плодотворную работу по изучению флоры и растительности Среднего Поволжья. За эти годы им опубликовано много научных работ, подготовлены сотни учителей биологии, защитили диссертации первые ученики.

Виктор Васильевич с момента приезда в Ульяновск начинает изучение и описание растительности Приволжской возвышенности. Результатом многолетнего труда стала докторская диссертация «Лесная растительность центральной части Приволжской возвышенности». Используя собственный фактический материал, а также данные других наук (геологии, палинологии, палеогеографии и экологии) и большой архивный материал, он приходит к выводу о господстве на Приволжской возвышенности с момента ее появления лесной растительности, а не луговой, как это считалось еще со времен С. И. Коржинского.

Свою научную деятельность В. В. плодотворно сочетает с требованиями практики и публикует серию работ, отвечающих запросам народного хозяйства: «Естественные закрепители песков Среднего Поволжья и возможность их практического использования», «Дикорастущие красильные растения Ульяновской области», «Дикорастущие медоносные растения Ульяновской области» (на XXIII международном конгрессе по пчеловодству в Москве за серию цветных диапозитивов «Медоносные растения Среднего Поволжья» он был награжден бронзовой медалью), «Опыт оценки водоохранного значения типов леса методом растительных индикаторов» и др.

В последние годы В. В. все чаще обращается к оценке роли хозяйственной деятельности человека на Приволжской возвышенности и публикует по этим вопросам ряд статей: «Роль хозяйственной деятельности человека в изменении сосновых лесов на Приволжской возвышенности», «О роли хозяйственной деятельности человека в истории растительного покрова Приволжской возвышенности в антропогене», «Об изучении и охране окаменелых древесин в палеогеновых отложениях Приволжской возвышенности».

Итогом многолетней работы В. В. Благовещенского и его учеников явилось создание и подготовка к печати конспекта флоры Ульяновской обл.

Виктор Васильевич активно пропагандирует идеи охраны природы в центральной и местной печати, на радио и телевидении. Одним из первых в стране он создал природоохранительные отряды студентов на естественно-географическом факультете Ульяновского педагогического института, которые вот уже в течение нескольких лет успешно работают. С 1951 г. В. В. Благовещенский состоит членом Всесоюзного ботанического общества, является председателем областного Научно-технического совета Общества охраны природы, заместителем председателя областного Общества охраны природы, почетным членом Всероссийского общества охраны природы.

В свое шестидесятилетие Виктор Васильевич полон сил и творческих замыслов. Мы по-прежнему видим его в составе комплексных биологических экспедиций, за кафедрой студенческих аудиторий, слушаем его выступления на конференциях и читаем его новые работы.

Пожелаем Виктору Васильевичу здоровья на долгие годы и больших творческих успехов.

СПИСОК ОСНОВНЫХ ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ В. В. БЛАГОВЕЩЕНСКОГО

1938. К экологическому изучению фитоценозов Зайсанской полупустыни. Учен. зап. Пермск. гос. унив., 3, 2 : 5—46. (Совместно с А. А. Генкелем).

1941. Продолжительность жизни растений. Наука и жизнь, 1 : 29—32.

1950. Опыт оценки водоохранного значения типов леса методом растительных индикаторов. Лесн. хоз., 1 : 72—74.
1951. Лесная растительность Южноульяновского водораздела в связи с ее водоохранной ролью. Учен. зап. Ульяновск. пед. инст., 3 : 38—92.
О лесных ассоциациях с осокой волосистой в Ульяновском Заволжье. Учен. зап. Ульяновск. пед. инст., 3 : 93—98.
1952. Динамика растительности на меловых обнажениях Среднего Поволжья. Бот. ж., 37, 4 : 442—457.
1953. Дикорастущие красильные растения Ульяновской области. Краевед. зап. Ульяновск. обл. краевед. музея, 1 : 71—86.
1954. Чабрец обыкновенный, тимьян или богородская трава. Пчеловодство, 10 : 58—59. (Совместно с Н. Н. Благовещенской).
Ясень обыкновенный на восточной границе своего распространения. Бюлл. МОИП, 59, 4 : 41—49.
1955. Ассоциации сосновых лесов Ульяновского правобережья Волги. Учен. зап. Ульяновск. пед. инст., 6 : 151—176.
Дикорастущие медоносные растения Ульяновской области. Изд. Ульяновск. обл. краевед. музея. Ульяновск : 1—159.
Естественные закрепители песков Среднего Поволжья и возможность их практического использования. Учен. зап. Ульяновск. пед. инст., 6 : 177—184.
Ульяновская область. Растительность. БСЭ, 2, 44 : 219—220.
1956. Ассоциации сосново-широколиственных лесов Ульяновского правобережья Волги. Учен. зап. Ульяновск. пед инст., 9 : 81—113.
Интересный случай образования луковиц в соцветии обыкновенного репчатого лука. Бот. ж., 41, 8 : 1171—1172.
1958. Боры беломошники правобережной части Ульяновской области. Учен. зап. Ульяновск. пед. инст., 11, 1 : 3—22.
1959. Фенологические наблюдения над растениями в Ульяновской области. Вопросы воспитания и обучения, 6 : 3—17.
[*Рец.*] Глуздаков С. И. (1960). География культурных растений. География в школе, 5 : 91—92.
1960. Помогают ли муравьи опылять растения. Природа, 9 : 111.
1961. Травяные боры правобережной части Ульяновской области. Учен. зап. Ульяновск. пед. инст., 17, 6 : 14—36.
1962. К истории сосновых лесов на Приволжской возвышенности. Бот. ж., 47, 2 : 176—187.
1963. Растительность Ульяновской области. В кн.: Природа Ульяновской области. Казань : 324—349, 358—373.
1964. Песчаные степи в районах сосновых лесов Приволжской возвышенности. Бот. ж., 49, 1 : 52—62.
1965. Баевское дерево. Природа, 6 : 57.
1966. Сосновые леса Приволжской возвышенности. Изд. Казанск. унив.
1968. О сменах растительности на Приволжской возвышенности, связанных с деятельностью человека. В кн.: Материалы по динамике растительного покрова. Владимир : 228—229.
1971. Лесная растительность центральной части Приволжской возвышенности. Автореф. докт. дис. Пермь.
О подразделении сосновых лесов на Приволжской возвышенности. Учен. зап. Ульяновск. пед. инст., 21 : 36—47.
Роль хозяйственной деятельности человека в изменении сосновых лесов на Приволжской возвышенности. Учен. зап. Ульяновск. пед. инст., 21, 6 : 3—36.
1972. Итоги изучения флоры и растительности за 50 лет Советской власти. Учен. зап. Ульяновск. пед. инст., 27 : 3—21.
Об изучении и охране окаменелых древесин в палеогеновых отложениях Приволжской возвышенности. Учен. зап. Ульяновск. пед. инст., 27 : 21—36.
Сбор и гербаризация растений. Ульяновск : 1—44.
1973. О понятии гинецея. Бот. ж., 58, 7 : 1043—1044.
О роли хозяйственной деятельности человека в истории растительного покрова Приволжской возвышенности в антропогене. Тез. докл. 5-го делегат. съезда ВБО : 192.
Особенности строения и динамика березовых лесов центральной части Приволжской возвышенности. В кн.: Вопросы морфологии и динамики растительного покрова. Научн. труды Куйбыш. пед. инст., 119 : 110—119.
Разработка комплексных научных тем по биологии в педагогических институтах с участием студентов. Тез. докл. Всесоюзн. конф. завед. биолог. кафедрами педагог. институтов : 44—45.
1974. Дикорастущие медоносные растения Ульяновской области и перспективы их рационального использования. В кн.: Растительные ресурсы Южного Урала и Среднего Поволжья. Уфа : 118—119.
Некоторые итоги изучения дикорастущих красильных растений Ульяновской области. В кн.: Растительные ресурсы Южного Урала и Среднего Поволжья. Уфа : 120—122.

В. С. Шустов, Ю. А. Пчелкин, Н. С. Раков.

Ульяновский
государственный педагогический институт.

Получено 16 XI 1976.

Vol. LXIII № 4

April, 1978

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

Page

V. S. Chupov, N. G. Cutjavina. The comparative immunoelectrophoretic investigation of seed proteins of *Liliaceae* 473

Yu. M. Miroshnichenko. The structure of phytomass in association of Stipa tenacissima in Algeria and other communities of Afro-Asiatic arid region 494

E. N. Manya-Chernej. Anatomical and morphological studies of inflorescence in some species of *Araceae* 510

I. F. Mussayev. On geography and phylogeny of some representatives of the genus *Ephedra* L. 523

METHODS OF BOTANICAL RESEARCH 544

B. N. Norin. The usage of synusial structure of plant cover for florocoenotical analysis of geobotanical isolates. (544).

REPORTS 548

T. N. Naumova, M. S. Yakovlev. Sex reproduction in *Opuntia ficus-indica* (*Cactaceae*). (548). — **D. I. Ninova.** Comparative-anatomical study of *Centaurea* spp. in Bulgaria. III. Ecology, taxonomy, phylogeny. (557). —**A. D. Vital.** Constitution of the underground organs of some Western Taimyr plants (in the vicinity of the village Tarea). (563). — **L. K. Dzidziguri.** Structure and development of the bulb in *Zephyranthes candida* Herb. (*Amaryllidaceae*). (575). — **G. A. Kornjushenko, I. V. Evdokimova, N. V. Psurtzeva.** The character of photoinduced transformations of xanthophylls in isolated chloroplasts of plants grown under conditions of different light intensity. (580). — **Yu. D. Gusev.** New data on the adventive flora of Leningrad and adjacent districts. (586). — **V. V. Fedotov.** *Regnellidium* (*Marsileaceae*) in the late Eocene flora of Rajchiha in Amur region. (589). — **M. T. Masurenko.** On the life forms of the creeping silvicolous plants. (593). — **S. A. Balandin.** Dry rubble mountain tundras of Central Chukotka (ecologo-phytocoenological characteristics, analysis of florocoenotic complex). I. (603). — **N. M. Fedoronchuk.** The summary of the subgenus *Trinia* of the genus *Trinia* Hoffm. (*Apiaceae*) (613).

ANNIVERSARIES 615

N. D. Nesterovich, D. S. Golod. Ivan Danilovich Yurkevich (towards 75th birthday). (615). — **V. S. Shustov, Yu. A. Pchyolkin, N. S. Rakov.** Viktor Vasilyevich Blagoveshchensky (towards 60th birthday). (621).

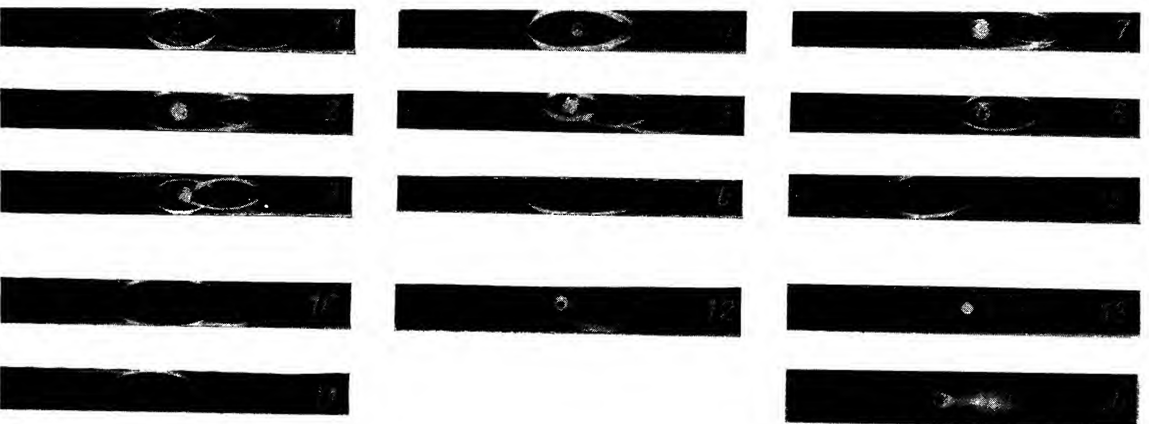


Рис. 1. Примеры гомологических, некоторых гетерологических реакций и фореграмм.

Гомологические реакции: *1* — *Asparagus schoberioides*, *2* — *Veratrum californicum*, *3* — *Bulbine annua*, *4* — *Nothoscordum fragrans*, *5* — *Dracaena draco*, *6* — *Lilium monadelphum*, *7* — *Hemerocallis middendorfii*, *8* — *Galanthus nivalis*; гетерологические реакции с антисывороткой к белкам семян *Dracaena draco*: *9* — *Nolina longifolia*, *10* — *Polygonatum verticillatum*, *11* — *Maianthemum bifolium*, *12* — *Smilacina racemosa*; электрофореграммы белков семян: *13* — *Clivia miniata*, *14* — *Galanthus nivalis*.

К ст. Т. Н. Наумовой,
М. С. Яковлева стр. 550.

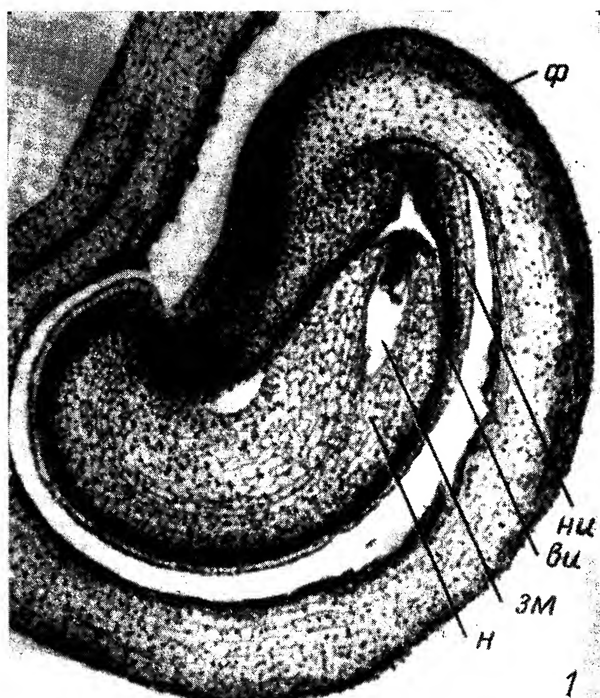




Таблица I

Семяпочка и развитие семени у *Opuntia ficus-indica*.

1 — семяпочка со зрелым зародышевым мешком до опыления;
2 — семяпочка на стадии шаровидного зародыша;



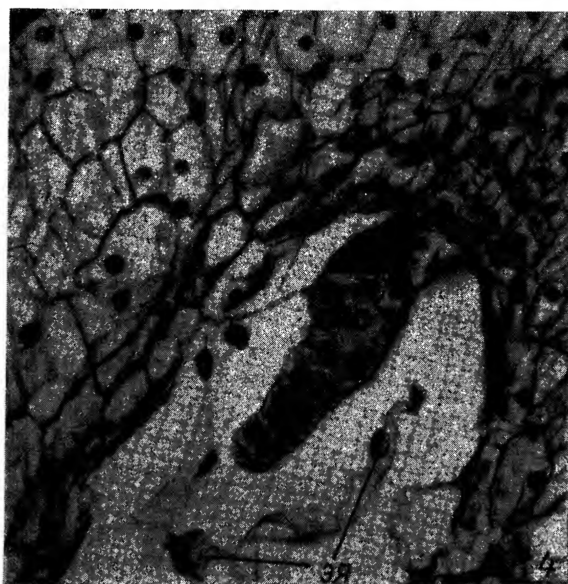
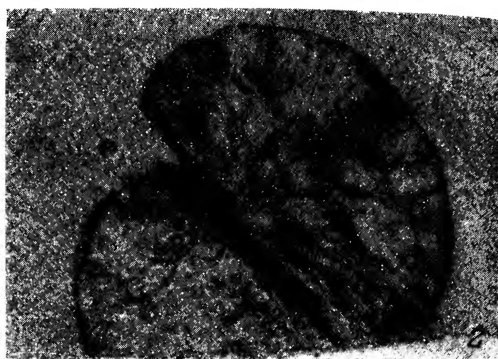


Таблица I (*продолжение*).

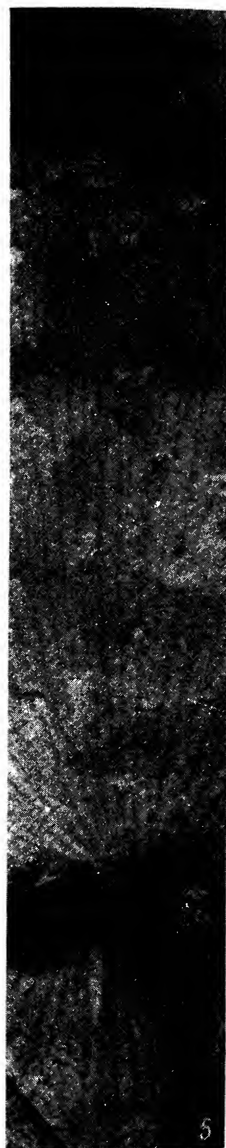
3 — семяпочка с дифференцированным зародышем; *4* — микропилярная часть зародышевого мешка с многоклеточным проэмбрио, с сохранившимися остатками пыльцевой трубки и дегенерировавшими синергидами, эндосперм ядерный.

н — нуцеллус, *зм* — зародышевый мешок, *ви* — внутренний интегумент, *ни* — наружный интегумент, *ф* — фуникулюс, *экл* — эндосперм клеточный, *з* — зародыш, *пз* — подвесок зародыша, *эя* — эндосперм ядерный, *п* — перисперм.











Regnellidium amurense Fedotov sp. nov., отпечатки листьев из позднего эоцена Амурской обл.

1 — экз. № 1775, голотип; *2* — экз. № 1770; *3* — экз. № 1775, ×2; *4* — экз. № 1771, ×2; *5* — экз. № 1775, деталь, ×5.

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

В. С. Чупов, Н. Г. Кутявина. Сравнительное иммуноэлектрофоретическое исследование белков семян лилейных 473

Ю. М. Мирошниченко. Структура фитомассы в ассоциации Stipa tenacissima в Алжире и других сообществах Афро-Азиатской аридной области . . . 494

Е. Н. Маня-Черней. Анатомическое и морфологическое исследование соцветий некоторых видов семейства *Araceae* 510

И. Ф. Мусаев. О географии и филогении представителей рода эфедра 523

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ 544

Б. Н. Норин. Использование синузиального строения растительного покрова для флороценотического анализа геоботанических выделов. (544).

СООБЩЕНИЯ 548

Т. Н. Наумова, М. С. Яковлев. Половое воспроизведение у *Opuntia ficus-indica* (*Cactaceae*). (548). — **Д. И. Нинова.** Сравнительно-анатомическое исследование васильков Болгарии. III. Экология, таксономия, филогения. (557). — **А. Д. Виталь.** Строение подземных органов некоторых растений Западного Таймыра (окрестности поселка Тарея). (563). — **Л. К. Дзидзигури.** Строение и развитие луковицы *Zephyranthes candida* Herb. (*Amaryllidaceae*). (575). — **Г. А. Корнюшенко, И. В. Евдокимова, Н. В. Псурцева.** Характер фотоиндуцированных превращений ксантофиллов в изолированных хлоропластах растений, выросших при разной интенсивности света. (580). — **Ю. Д. Гусев.** Новые данные по адвентивной флоре Ленинградской и соседних областей. (586). — **В. В. Федотов.** Род *Regnellidium* (*Marsileaceae*) в позднеэоценовой флоре Райчихи Амурской области. (589). — **М. Т. Мазуренко.** О жизненных формах стелющихся лесных растений. (593). — **С. А. Баландин.** Сухие щебнистые горные тундры Центральной Чукотки (эколого-фитоценологическая характеристика, анализ флороценотического комплекса). I. (603). — **Н. М. Федорончук.** Конспект подрода *Trinia* рода *Trinia* Hoffm. (*Apiaceae*). (613).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ 615

Н. Д. Нестерович, Д. С. Голод. Иван Данилович Юркевич (к 75-летию со дня рождения). (615). — **В. С. Шустов, Ю. А. Пчелкин, Н. С. Раков.** Виктор Васильевич Благовещенский (к 60-летию со дня рождения). (621).

1 р. 50 к.

Индекс
70056

Ботанический журнал, 1978, т. 63, 4, 473—624